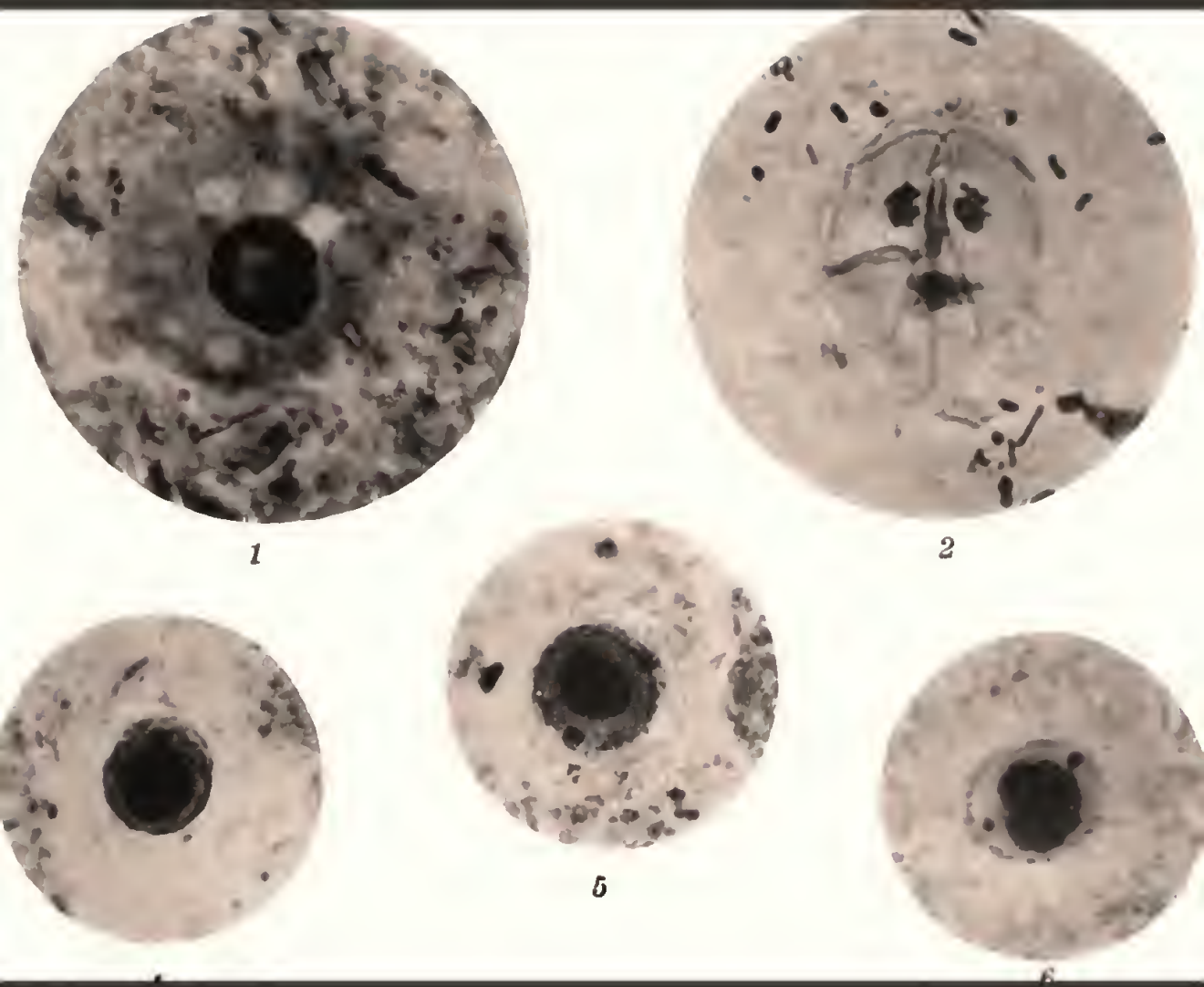
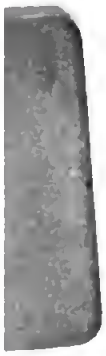


Archiv für Protistenkunde

UNIVERSITY OF CALIFORNIA, SAN DIEGO
3 1822 00924 1969
QH
1
A68



Digitized by Google

UNIVERSITY OF CALIFORNIA, SAN DIEGO
3 1822 00924 1969

QH
1
A68

GIFT OF
M.M. METCALF.

Archiv

für

Protistenkunde

begründet von

Dr. Fritz Schaudinn,

herausgegeben

von

Dr. M. Hartmann Berlin. und **Dr. S. von Prowazek** Hamburg.

Zwölfter Band.

Mit 22 Tafeln und 42 Textfiguren.

4847

JENA.
Verlag von Gustav Fischer.
1908.

059
#37

Ar 25 1
LIBRARY
SCRIPPS INSTITUTION
OF OCEANOGRAPHY
UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LA JOLLA, CALIFORNIA
93-1

Alle Rechte vorbehalten.

Inhaltsübersicht.

Erstes und zweites Heft.

Seite

Bohne, A. u. Prowazek, S. v.: Zur Frage der Flagellatendysenterie. (Mit Tafel I und 3 Textfiguren) 1

Guilliermond, A.: Contribntion à l'étude cytologique des Bacilles endosporées. (Mit Tafel II—IV und 5 Textfiguren) 9

Léger, L. u. Duboscq, O.: L'évolution schizogonique de Aggregata (Encoccidinm) eberthi (Labbé). (Mit Tafel V—VII nnd 9 Textfiguren) 44

Léger, Louis: Mycétozoaires endoparasites des Insectes. I. Sporomyxa scauri nov. gen. nov. sp. (Mit Tafel VIII und 4 Textfiguren) 109

Patton, W. S.: The Life Cycle of a species of Crithidia parasitic in the intestinal tract of Gerris fossarum Fabr. (Mit Tafel IX) 131

Flu, P. C.: Über die Flagellaten im Darm von Melophagus ovinus. (Mit Tafel X) 147

Aragao, Henrique de Beaurepaire: Über den Entwicklungsgang und die Übertragung von Haemoproteus columbae. (Mit Tafel XI—XIII) . 154

Bücherbesprechung 168

Drittes Heft.

Swarczewsky, Boris: Über die Fortpflanzungserscheinungen bei Arcella vulgaris Ehrbg. (Mit Tafel XIV—XVI und 5 Textfiguren) 173

Enriques, Paolo: Die Conjugation nnd sexnelle Differenzierung der Infusorien. (Mit Tafel XVII u. XVIII nnd 6 Textfiguren) 213

Distaso, Arcangelo: Sni processi vegetativi e sull'incistidamento di Actinophrys sol. (Mit Tafel XIX—XX nnd 10 Textfiguren) 277

Mayer, Martin: Über Malariaparasiten bei Affen. (Mit Tafel XXI) 314

Flu, P. C.: Untersuchungen über Affenmalaria. (Mit Tafel XXII) 323

Protozoen-Literatur 333

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Seemannskrankenhause. Direktor: Med.-Rat Prof. Dr. Nocht.)

Zur Frage der Flagellatendysenterie.

Von

A. Bohne,
Intern. klin. Assistent.

und

Dr. **S. v. Prowazek,**
Zoologischer Assistent.

(Hierzu Tafel I und 3 Textfiguren.)

Die Frage, ob Flagellaten und zwar speziell die *Lamblia intestinalis* (syn. *Megastoma entericum*) imstande sind, Dysenterie zu erzeugen, kann heute noch nicht als gelöst gelten. Es dürfte daher die Mitteilung von zwei Dysenteriefällen mit recht interessantem mikroskopischen Stuhlbefund eine gewisse Berechtigung haben. Zuvor will ich jedoch noch kurz die wichtigsten Angaben in der Literatur über diesen Punkt anführen.

Grassi und Schewiakoff (1) haben die *Lamblia intestinalis* außer bei Mäusen, Ratten, Katzen, Hunden, Kaninchen, auch nicht selten bei Menschen gefunden, und zwar im Duodenum und Jejunum. Grassi hält die *Lamblia intestinalis* für schädlich und fähig, Durchfälle zu erzeugen.

Salomon (2) hat ebenfalls einen Fall von Infusorien-Diarrhoe beobachtet. Sein Patient litt seit 8 Jahren an Durchfällen. Die Zahl der Stühle betrug 8—10 pro Tag, ihre Konsistenz war wässerig bis dickbreiig, die Farbe gelbbräunlich. Blut enthielten die Stühle nicht, wohl aber wurden zuweilen unter Tenesmus wässerige Stühle mit Schleimflocken entleert. Mikroskopisch wurde nur die *Lamblia intestinalis* gefunden.

Perroncito (3) konnte bei allen untersuchten Fällen ziemlich schwere Darmstörungen in Form hartnäckiger Verstopfung, gefolgt von reichlichen und wiederholten Diarrhoen, beobachten.

Moritz und Hölzl (4) fanden die *Lamblia intestinalis* 18 mal, und zwar 7 mal bei Lebenden, 11 mal bei der Sektion. Von den letzteren waren sechs Fälle Tuberkulose, meist mit schwerer Beteiligung des Darmes. Von den ersten sieben betrafen vier Kinder. Moritz und Hölzl kommen zu dem Schluß, daß die *Lamblia intestinalis* ein sehr häufiger Parasit des Menschen ist und daß Kinder und Phthisiker eine besondere Disposition für dieselbe haben. Aus dem Umstande, daß sie die *Lamblia intestinalis* auch bei Patienten ohne jede Darmstörung gefunden haben, folgern sie, daß demselben eine pathogene Rolle nicht zuzuschreiben sei.

Schuberg (5) fand ebenfalls bei einem Falle von Diarrhoe die *Lamblia intestinalis*. Doch hält er die Gastroenteritis unabhängig von den Flagellaten.

Endlich legt auch Jacksch (6) dem Vorkommen von *Lamblia intestinalis* eine Bedeutung nicht bei. Es mögen nun die Krankheitsberichte der beiden von mir beobachteten Fälle folgen.

Fall 1. M., Heizer, 29 Jahr. Dampfer Tinos.

Anamnese: Eltern und Geschwister leben und sind gesund. Patient war selbst angeblich nie krank.

Die jetzige Krankheit hatte 3 Wochen vor seiner Aufnahme auf der Heimreise von Alexandrien und Syrien mit blutigen Durchfällen begonnen, die bis zu seiner Aufnahme anhielten. Auf Befragen gab er an, daß das Schiff in Messina sehr schlechtes Trinkwasser eingenommen hatte. Nach Genuß desselben sollen mehrere von der Besatzung Durchfälle bekommen haben, weshalb es von dieser Zeit an nur noch abgekocht verabfolgt wurde. Bei diesen Patienten war angeblich Blut im Stuhl nicht nachzuweisen gewesen. Patient selbst ist erst später erkrankt. An Land ist Patient nur in Alexandrien gewesen, wo er angeblich nur ein Glas Bier genossen hat.

Befund: Mittelgroßer Mann in sehr schlechtem Ernährungszustande mit großer Blässe der Haut und der Schleimhäute.

Brustorgane waren ohne Besonderheiten.

Leib weich, nicht aufgetrieben, nirgends druckempfindlich, Darmschlingen leer.

Leber nicht vergrößert, keine circumskripte Druckempfindlichkeit.

Milz nicht palpabel, nicht vergrößert.

Zunge zeigt leichten weißlichen Belag.

Appetit schlecht.

Stuhl: Es besteht Durchfall. Die Stühle — 5—10 am Tage — enthalten Schleim und Blut. Der mikroskopische Befund ist derselbe wie beim 2. Fall und soll daher bei diesem besprochen werden.

Urin ist frei von Eiweiß und Zucker.

Blutbefund: Das Blutbild zeigt leichte Basophilie und Eosinophilie. Hämoglobingehalt 105.

Temperatur überschritt nur in den ersten Tagen die Temperatur von 37 um wenige Zehntel.

Fall 2. R., Steward, 17 J., Dampfer Casablanca.

Anamnese: Der Vater hat sich selbst das Leben genommen, zwei Geschwister sind als Kinder an einer Kopfkrankheit gestorben. Die Mutter lebt und ist gesund. Er selbst war angeblich früher nie krank.

Die jetzige Krankheit begann 4 Tage vor seiner Einlieferung mit Magenschmerzen, Durchfall und Appetitlosigkeit. Diese Beschwerden haben sich bis zu seiner Aufnahme nicht verändert. Weitere Erkrankungen sind an Bord nicht vorgekommen. Trinkwasser hatte das Schiff in Hamburg, Oporto, Lissabon und Algeciras eingenommen. Das Wasser aus Algeciras soll trübe und schlecht gewesen sein. Patient ist nur in Spanien einmal an Land gewesen und hat vier Früchte genossen.

Befund: Schmächtiger junger Mensch in schlechtem Ernährungszustande, mit blasser Haut und blassen Schleimhäuten.

Brustorgane sind ohne Besonderheiten.

Leib weich, etwas eingesunken, nirgends druckempfindlich.

Leber nicht vergrößert, nicht druckempfindlich.

Milz o. B.

Zunge zeigt starken weißlichen Belag.

Die Rachenorgane zeigen einen geringen Katarrh.

Stuhl: Es besteht Durchfall von außerordentlicher Heftigkeit. Die Zahl der Stühle betrug am ersten Tage etwa 50, am zweiten war ihre Zahl nicht festzustellen. Sie waren vorwiegend wässerig mit geringen Beimengungen von Schleim und Blut.

Mikroskopisch fanden sich bei beiden Patienten sehr zahlreiche Exemplare von *Lamblia intestinalis* sowohl frei wie encystiert, sowie zahlreiche Cysten von *Trichomonas intestinalis*. Außerdem fanden sich beim Durchmustern der gefärbten Präparate vereinzelte Amöben.

Die Amöben waren außerordentlich spärlich vertreten und konnten trotz sorgfältigen Suchens in frischen Präparaten nicht gefunden werden.

Blut: Das Bluthild zeigt keine Besonderheiten. Hämoglobin 95.

Der Urin ist frei von Eiweiß und Zucker.

Temperatur: Bei seiner Aufnahme hatte Patient eine Temperatur von 39,5 °, die mit starken Remissionen bis zum Einsetzen der Therapie anhielt und allmählich erst mit dem Nachlassen der Durchfälle abfiel.

Tierversuche: Mit dem Stuhl von beiden Patienten wurden Kaninchen, Ratten und junge Katzen per os und per rectum infiziert. Alle infizierten Tiere blieben gesund und zeigten keinerlei Störung.

Therapie: In beiden Fällen hat das auch bei Amöbendysenterie im Seemannskrankenhause benutzte alte Simaruba-Rezept

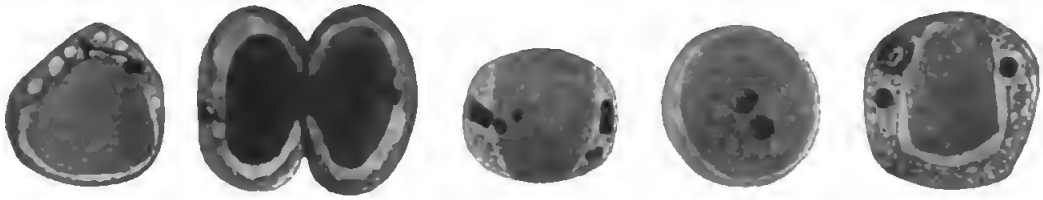
Rp. Cort. Simarubae
Cort. radicis Granati āā 10,0
Vini rubri ad 750,0
Macera per horas XX.
D. s. 1—2stündlich 1 Eßlöffel

ausgezeichnete Dienste geleistet. Schon nach wenigen Tagen nahm in beiden Fällen die Zahl der Stühle ab, um dann auch bald eine normale Konsistenz anzunehmen.

Es erhebt sich nun die Frage, welches von den drei Protozoen als Erreger der Dysenterie anzusprechen ist. Wenn ich mich im ersten Falle nicht dazu entschließen kann, die Amöben für die Ursache der Dysenterie zu halten, so trägt dazu der Umstand bei, daß die aus dem beigegebenen Mikrophotogramm ersichtlichen Merkmale mehr für das Bild einer *Entamoeba coli* wie für das einer *Entamoeba histolytica* zu sprechen scheinen. Sowohl das Fehlen einer Grenze zwischen Ecto- und Entoplasma, den sehr deutlichen Kern mit seinem deutlichen Innenkörper sowie den Chromatinreichtum pflegen wir nur bei der *Entamoeba coli* zu finden. Auch der negative Ausfall der Tierversuche würde gegen die pathogene Rolle der Amöben sprechen. Im ersten Falle bleiben somit zur engeren Wahl nur die *Trichomonas* und die Lamblien. Das außerordentlich häufige und gewöhnliche Vorkommen der ersteren sowie ihre Lebensweise läßt auch diese ausscheiden. Somit bleiben nur die Lamblien übrig. Der von Moritz und Hölzl angeführte Einwand, daß die *Lamblia intestinalis* sich auch bei ganz gesunden Individuen findet, kann ich nicht als stichhaltig gelten lassen, da in gar nicht seltenen Fällen auch das *Anchylostomum duodenale* Erscheinungen irgendwelcher Art nicht hervorruft. Auch kann ich mir nicht denken, daß bei der ausgesprochenen Natur der *Lamblia intestinalis* als Zellschmarotzer bei sehr reichlichem Vorkommen dieses für den Wirt ohne Bedeutung sein soll. Aus diesen Gründen möchte ich daher die *Lamblia intestinalis* für den Erreger der Dysenterie im ersten Falle ansehen. Mit absoluter Sicherheit es aber zu behaupten, ist nicht möglich, da unsere Kenntnisse der Amöben noch zu wenig geklärt sind. Anders im zweiten Falle. Hier hat nach einer brieflichen Mitteilung Herr Dr. Hartmann an den Amöben alle Merkmale der von ihm beschriebenen *Amöba africana* gefunden, so daß für diesen Fall den Lamblien nur eine sekundäre Rolle zuzuschreiben ist.

Mikroskopisch wurden in den untersuchten Stuhlproben zahlreiche Trichomonaden und Lamblien festgestellt. Die Trichomonade gehörte der vielfach beschriebenen und bekannten *Trichomonas in-*

testinalis an; es wurden von ihr hauptsächlich Cysten in allen möglichen Größenverhältnissen beobachtet. Die Größenunterschiede sind in erster Linie auf die verschiedenartige Ausbildung des meist central in einer Vacuole liegenden, lichtbrechenden Reservestoffkörpers zurückzuführen. Er färbte sich, sofern die zunächst schwach ausgebildete Cystenmembran durch 70proz. Alkohol durchlässig gemacht wurde, mit der Jodtinktur gelblich bis gelbbräunlich, welcher Farbenton beim Erwärmen verschwunden ist. Ein allerdings nur ähnlicher Reservestoffkörper wurde auch in den Cysten von *Trichomastix lacertae* beobachtet. In den jüngsten Cysten wurde ein rundlicher Kern mit einem deutlichen Caryosom und einem chromatischen Belag (Eisenhämatoxylin, Fig. 3 u. 4) festgestellt; der Kern unterliegt einer Teilung und die Tochterkerne wandern längs des Reservestoffballens an zwei entgegengesetzte Pole (Fig. 5, 6, 8?, Textfig. 1 a).



Textfigur 1. *Trichomonas intestinalis.*

Auf diesen Stadien sind sie nicht mehr deutlich bläschenförmig ausgebildet, zumeist umfaßt das verdichtete Chromatin halbmondförmig das verkleinerte Caryosom. Jeder Kern produziert 1—2 hinfällige, sehr dichte, mit Eisenhämatoxylin schwarz gefärbte Redaktionskörper (Fig. 7, Textfig. 1 c). Die Reduktionskörper entstehen durch eine eigenartige Sonderung im Kern, der durch einen hellen Zwischenraum in zwei ungleiche Hälften gespalten wird, worauf die beiden Tochterkerne wiederum auf ihren Platz rücken und dort zu einem Syncaryon verschmelzen (Textfig. 1 d, e). Dieses teilt sich dann längs des Reservestoffballens, der später gleichsam korrodiert wird, mehrfach auf und die neuen Kerne geben den Ausgangspunkt für ebensoviele kleine Trichomonaden, die aus der Cyste ansschlüpfen (Fig. 9—11). Die Cystenmembran ist nicht sehr dick, doch deutlich doppelt konturiert, und wird von einer schleimartigen Zone umgeben. Der Reservestoffballen färbt sich sehr häufig im Sinne der Spiegelfärbung von Fischer — das Centrum ist tiefschwarz, die Peripherie gelbbraun. Ein besonderes Interesse beansprucht aber die Tatsache, daß sich die Cyste auf dem Stadium, da zwei Kerne (bei der oben

geschilderten Autogamie also Geschlechtskerne) aus dem primären Kern hervorgehen, selbst noch teilen kann, sofern die Cystenmembran noch nachgiebig genug ist (Textfig. 1 b). Analoge Vorgänge wurden bereits früher von einem von uns für *Trichomonas intestinalis* der Ratte und jüngst für *Trichomonas intestinalis* des Menschen von Uke beschrieben. Die beiden Kerne können sich demnach entweder weiter teilen oder der Autogamie unterliegen. Dieser letztere sexuelle Regulationsvorgang führt vermutlich zu den Phänomenen der Parthenogenesis, wo 1—2 Reduktionskörper, die nach der Auffassung von Bütschli abortive Tochterkerne sind, gebildet werden; ja es kommt bei Insekten vor, daß der eine Kern mit dem reifen weiblichen Kern sekundär verschmilzt. Dieses letztere Kernprodukt wäre dann mit dem Syncaryon der Autogamie zu homologisieren, nur daß die beiden Kerne bei der Parthenogenese nicht mehr äquipotent wären und dementsprechend nicht die gleiche Zahl von Reduktionskernen produzieren würden. Bei der *Trichomonas intestinalis* hat Schaudinn auch eine Heterogamie beobachtet: es verschmelzen zwei amöboid gewordene Flagellaten, die Kerne führen zwei Reduktionsteilungen durch, bilden ein Syncaryon, das sich in der Folgezeit in zwei oder mehr Tochterkerne teilt. Die Autogamie wurde zuerst mit aller Sicherheit während des Lebens bei *Trichomastix lacertae* beobachtet (Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. XXI F. 1 Fig. 16—18).

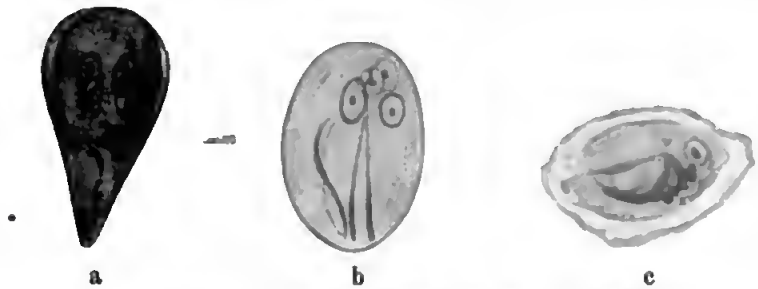
Die *Lamblia intestinalis* wurde meist haufenweise im Schleim des Präparates gefunden. Da die Patienten möglichst bald behandelt werden mußten, konnten die morphologischen Verhältnisse sowie die Entwicklung dieser Form, die nahe verwandt ist mit den von Metzner, Schewiakoff und Grassi, sowie Wenyon untersuchten Lamblien, nicht in allen wünscheuswerten Punkten hinreichend untersucht werden. Über ihre Organisation im allgemeinen geben die Fig. 2 und Textfig. 2 ($_2$) Aufschluß. Es kommen vielfach zwei Formen vor, ob Geschlechtsunterschiede vorliegen, ist noch nicht bekannt. Die Gestalt der Lamblien ist herzförmig, am Vorderende sind zwei peristomale, napfförmige Vertiefungen, an deren Basis die beiden ovalen Kernteile sichtbar werden. Zwischen den beiden Bogen des Peristomnapfes entspringt eine Art von Crista, die tiefer zwei Achsenstäbe, sowie einen rätselhaften, anscheinend zum Teil selbst fibrillär differenzierten kolbenförmigen Körper birgt, der ungefähr in die Mitte des Körpers sich erstreckt, ohne die Dorsalseite zu erreichen (Fig. 2 und Textfig. 2 ($_1$)).

Über die Insertion der acht bzw. sechs Geißeln (Vorder-, Mittel-

Seiten- nnd Schwanzgeißeln) gibt das Kombinationsbild Textfig. 2 (2) ungefähren Aufschlnß. Von den Caryosomen der Kerne verläuft eine rhizoplastartige Fibrille gegen eine basalkörperförmige Bildung der Membran. Es ist nicht zn zweifeln, daß bei einem bequemer zu studierenden Material noch verschiedene Details über Fibrillenverlauf, Basalkörper usw. ermittelt werden. Die Caryosome der Kerne teilen sich selbständig (Textfig. 2 (3)). Einzelne Lamblien

Textfigur 2. *Lamblia intestinalis.*

scheiden, wie Wenyon, Salomon und Ucke festgestellt hatten, eine scharf konturierte Membran ab (Textfig. 2 (4)), die beim Erstarren eine homogen ovale Cystenhülle bildet (Vermehrnngs- und Schutzcysten). In dieser Cyste teilt sich die Lamblie in zwei Individnen, die später gegeneinander verschoben werden. Kernteilungsbilder hat Wenyon und Ucke beschrieben. Einige Male wurde beobachtet, daß sich zwei Individnen aneinanderlegten nnd gleichfalls eine Cystenmembran (Copnlationscysten) ausgeschieden hatten (Textfig. 3 (a, b)).



Textfigur 3. Copulationscysten von *Lamblia.*

Die vier Kernteile teilten sich nochmals nnd die in verschiedenen Ebenen liegenden Kernteile rückten aus dem peristomalen Rand heraus,

der in Form von je zwei scharf geschwungenen Linien in der Cyste sichtbar war (Textfig. 3 (c)). Weitere Vorgänge konnten mit Sicherheit nicht verfolgt werden, weil durch die Vorlagerungen der Peristomumgrenzungen, der geschlungenen Achsenstäbe und der Kolbenkörper das mikroskopische Bild außerordentlich an Klarheit eingebüßt hatte

Literaturverzeichnis.

1) Grassi u. Schewiakoff: Zeitschr. f. Zool. Bd. 46 p. 143.
2) Salomon: Berl. klin. Wochenschr. 1899 Nr. 46.
3) Perroncito: Centralbl. f. Bakt. Abt. I 1887 p. 738.
4) Moritz u. Hölzl: Münch. med. Wochenschr. 1892 Nr. 47.
5) Schuberg: Centralbl. f. Bakt. Abt. I 1893 Bd. 14 p. 85.
6) Jacksch: Wien. klin. Wochenschr. 1888.
7) Ucke: Centralbl. f. Bakt. 1907 Bd. 45 H. 3 p. 231.
8) Metzner: Zeitschr. f. wiss. Zool. LXX 2.
9) Wenyon: Arch. f. Protistenk., Suppl. I 1907.

Erklärung der Tafel I im Text.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Contribution à l'étude cytologique des Bacilles endosporés.

Par
Dr. **A. Guilliermond,**

(Avec planches II—IV et 5 figures dans le texte.)

I. Introduction.

La plupart des auteurs qui ont abordé la question de la structure des Bactéries sont arrivés à des conclusions opposées, de telle sorte qu'en dépit du nombre considérable de recherches accumulées depuis plus de vingt ans, la structure des Bactéries reste un des problèmes les plus controversés de la cytologie. Cela s'explique d'ailleurs par l'extrême difficulté du sujet. Il y aurait pourtant un grand intérêt à résoudre cette question, non seulement au point de vue de la Biologie générale, mais aussi au point de vue de la philogenèse et de la systématique de ces organismes, questions encore fort obscures. C'est pour ces raisons que nous nous sommes attachés à étudier la cytologie du groupe des Bactéries endogènes à laquelle Schaudinn a déjà apporté une très importante contribution.

A. Historique.

A l'heure actuelle, trois opinions divisent les auteurs: quelques uns nient l'existence chez les Bactéries du noyau ou de son équivalent; beaucoup admettent la présence d'un noyau plus ou moins mélangé de cytoplasme; certains enfin prétendent avoir mis en évidence un noyau typique.

La revue générale (1), qne nous avons consacrée tout dernièrement à l'état actuel de cette question, nous dispensera d'insister ici sur son historique; nous renverrons le lecteur à cette revue et nous nous bornerons à résumer le plus rapidement possible les principales opinions.

Fischer (2), Migula (3) et Massart (4) nient l'existence du noyau chez les Bactéries. Pour eux la cellule des Bactéries est constituée seulement d'un cytoplasme renfermant des vacnoles et des granulations colorables: ces dernières ne représentent pas de la chromatine, mais probablement des prodnits de nntrition.

Bütschli (5) a observé chez les Bactéries nn corps central analogue à celui qu'il a differencié sur les Cyanophycées. Dans les Bactéries de grandes dimensions, telles qne les Snlfubactéries (*Beggiatoa*, *Chromatium* et *Ophidomonas*), il observe une structure analogue à celle des Cyanophycées avec une zone corticale alvéolaire peu colorable et un corps central également alvéolaire, mais plns chromophile que le reste du protoplasme, et renfermant dans les nœuds de sa trame des „grains rouges“ (corpuscules métachromatiqnes, colorables en rouge par certains colorants bleus, qu'il considère comme des grains de chromatine); le corps central occupe à lui seul la presque totalité de la cellnle alors que le cytoplasme se réduit à une zone corticale extrêmement mince. Dans les espèces de plus petites dimensions le cytoplasme paraît même disparaître complètement et la cellule se trouve constitnée nniquement d'un noyau.

La même opinion est formulée par un certain nombre d'auteurs: Zettnow (6), Warlich (7), Frenzel (8), Schewiakoff (9), Gotschlich (10), Mittrophanow (11), Klebs (12), Hueppe (13), Weigert (14), Trambusti et Galeotti (15), Feinberg (16). Ce dernier décrit nn corps central sons forme d'un filament axial qui se rapproche dn système chromidial décrit récemment par Swellengrebel.

Marx et Woithe (17) considèrent la cellule des Bactéries comme dépourvue de noyau, mais constitnée d'un mélange de cytoplasme et de nucléine; celle-ci se différencierait parfois en granules chromatiques (grains rouges de Bütschli).

C'est Schaudinn (18) qui a formnlé avec le plus de précision la théorie du noyau diffus. Ses études ont porté sur *Bacillus Bütschlii* et le *B. sporonema*. Le premier découvert dans l'intestin de Blatte (*Periplaneta orientalis*) est le plus gros Bacille actuellement connu (4 μ de largeur); il se prête donc tout à fait aux recherches cytologiques.

Schaudinn constate, dans les denx espèces, un cytoplasme alvéolaire dont la trame renferme dans ses nœuds de nombreuses grann-

lations colorables qu'il regarde comme des grains de chromatine représentant un système chromidial.

La sporulation de ces denx Bacilles présente, d'après Schaudinn, des rudiments de sexualité. Dans le *B. Bütschlii*, la cellule destinée à sporuler subit une division transversale: les deux cellules qui en dèrivent restent accolées et ne tardent pas à se confondre de nouveau en une seùle cellule qui produira deux spores, l'une à chaque pôle; dans le *B. sporonema*, on ne constate qu'un commencement de division de la cellule mère de la spore, accusée par une constriction médiane, mais le phénomène s'arrête là et n'aboutit pas à la formation des deux cellules. Schaudinn considère la fusion des deux cellules sœnrs qui s'effectue dans le *B. Bütschlii* comme nn acte sexnel rudimentaire, comparable aux phénomènes d'antogamie signalès dans divers organismes (Rhizopodes, Sporozoaires, Levnres), et le dèbnt de division qu'on observe dans la cellule mère de la spore du *B. sporonema* comme un vestige de cette conjugaison dégénérative, disparue dans cette espèce.

Lors de la spornlation, après fusion des deux cellules, on constate, dans le *B. Bütschlii*, une augmentation de volume des granules chromatiqnes du cytoplasme, qui se répartissent an milieu de la cellule et semblent circuler snivant l'axe de cette dernière comme s'il se produisait un échange entre les granules des deux cellnles primitives. A un stade ultérieur, les granules se condensent anx pôles de la cellule et y constituent denx corps sphériques qui prèsentent tous les caractères de noyaux et qne Schaudinn considère comme tel. Un certain nombre des granules ne sont pas utilisès à la formation de ces noyaux et subsistent au milieu de la cellnle, formant nne sorte de chapelet, plus ou moins enroulé en spirale. Les deux corps nucléaires s'entourent ensnite d'une mince zone de cytoplasme qni deviendra le cytoplasme de la spore, lequel se dèlimite bientôt par une membrane. A partir de ce moment, la spore cesse de se colorer par les moyens ordinaires, la membrane faisant obstacle à la pénétration des colorants. Les grannles, qui subsistent au centre de la cellnle, disparaissent peu à pen, puis le sporange se désagrège, sa paroi èclate et les spores sont mises en libertè. Au moment de la germination des spores, le noyau a disparn et se tronve remplacé par des granules chromatiqnes disséminés dans le cytoplasme.

Dans le *B. sporonema*, on constate seulement la formation d'nne petite vacnole sporifère, très colorable qui grossit, s'entoure d'une membrane faisant obstacle aux colorants et se transforme en spore. A aucnn moment, il n'y a donc de différenciation nucléaire dans cette espèce.

Le fait que, au moment de la sporulation, on assiste dans le *B. Bütschlii* à la formation, aux dépens d'une partie des granules chromatiques du cytoplasme, de deux noyaux destinés aux spores, autorise Schaudinn à penser que au moins un certain nombre de ces granules sont formés de chromatine et représente un noyau diffus ou, suivant l'expression de R. Hertwig, un système chromidial. Il rapproche d'ailleurs cette structure de celles qui ont été récemment observées chez divers Protozoaires. Pour le *B. sporonema* où l'on ne constate pas de formations nucléaires, on peut faire la même hypothèse, mais avec beaucoup plus de réserve, car il est possible que les granules colorables représentent des grains de sécrétion de nature variée (corpuscules métachromatiques, graisses etc.) et que la nucléine se trouve dissoute dans le cytoplasme.

Dans des recherches plus récentes, Swellengrebel (19) décrit, dans le *B. maximus buccalis*, le *Sp. volutans* et quelques Spirochætes, un système chromidial sous forme d'un filament spiralé au milieu de chaque cellule: celui ci est formé d'une substance achromatique et de grains de chromatine. Cette structure est analogue à celle décrite par Perrin dans le *Trypanosoma Balbianii*. Tout dernièrement l'existence de ce filament spiralé a été mise en doute par Hölling (20) et Zettnow (21).

Babes (22) a été un des premier à observer des corpuscules métachromatiques dans les Bactéries et les a considéré comme des noyaux rudimentaires. Ernst (23) a émis la même opinion, mais en admettant également que ces noyaux représentent le produit initial de la spore. Plus récemment (24), cet auteur a été amené à abandonner cette hypothèse et il considère désormais ces corps comme des grains de secrétion.

Schottellius (25), Wager (26), Sjöbring (27), Wagner (28), Ilkewicz (29), Zieman (30), Nakanishi (31), Protopoppof (32), Rowland (33) admettent l'existence d'un noyau typique chez les Bactéries.

Plus récemment, Arthur Meyer (34) s'est rangé parmi les partisans les plus convaincus de l'existence du noyau. A l'aide de fixations au formol et de colorations à la fuchsine, il observe dans un grand nombre de Bacilles, principalement dans le *B. asterosporus*, des granules colorables, au nombre de un à six dans chaque cellule, qu'il admet être des noyaux. Il retrouve un noyau dans la spore au moment de sa formation. La spore apparaît, suivant cet auteur, sous forme d'une vacuole dans laquelle se condense un cytoplasme très colorable et où pénètre un noyau.

Les travaux de Vejdovsky et de son élève Mencl ont apporté

de nouvelles preuves sérieuses en faveur de l'existence d'un véritable noyau.

Le premier (35) observe dans le *Bacterium gammari*, trouvé dans des coupes d'un petit crustacé (*Gammarus zschokkei*), un noyau typique constitué d'un nucléoplasme incolore entouré d'une membrane, dans lequel on distingne un ou plusieurs grannles chromatiques. Ce noyau est placé au centre de chaqne cellule; les deux pôles sont occupés par des vacuoles renfermant quelques corpuscules métachromatiques. L'antenr a pu constater la division du noyau par une mitose bien caractérisée.

Vejdovsky (36) obtient des résultats analogues dans une Bactérie filamenteuse du tube digestif d'une annélide (*Bryodrilus Ehlersi*).

Mencl (37) observe, dans le *B. megatherium* et diverses Bactéries de l'intestin de *Periplaneta orientalis*, un noyau analogue à celui décrit Vejdovsky, mais moins net et ne se différenciant qne dans des conditions très spéciales. Sonvent les cellules ne présentent pas de noyau, mais laissent apercevoir à la place de ce dernier une série de bandes chromatiques transversales que l'auteur interprète comme des stades de reconstitution nucléaire (anaphase).

Dans un second mémoire, Mencl (38) décrit un noyau dans diverses espèces trouvées dans les eaux de la Moldau et se rapportant pour la plupart au genre *Cladothrix*. Ce noyau présente une forme et une structure très variables. Il se divise par amitose ou plus souvent par une mitose très primitive.

Plus récemment cet auteur (39) a repris les observations de Vejdovsky sur le *Bact. gammari* et a montré la grande analogie qui existe entre la structure de cette Bactérie et celle des *Cladothrix* précédemment étudiés par lui.

Karel Kruis et Bohuslav Rayman (40) ont obtenu également avec un procédé spécial de fixation (séchage des frottis à l'exsiccateur) des résultats favorables à l'existence du noyau dans plusieurs espèces de Bacilles endosporés: *B. mycoïdes*, *B. radicosus*, *B. oxalaticus*, *B. tumescens*. Ces anteurs parviennent à observer au centre de chaque cellule nn corps sphérique, très colorable, qu'ils interprétent comme un noyan. Mais ce noyau ne se montre qn'au début du développement; dans les cellules âgées, on observe seulement un cytoplasme granuleux sans différenciation nucléaire.

Kunstler (41), après avoir nié l'existence d'nn corps central dans les Bactéries, a attiré (42) l'attention sur les caractères nucléaires des spores en voie de formation. Dernièrement, Kunstler et

GINESTE (43), ont signalé, dans le *Spirillum periplaneticum*, l'existence d'un véritable noyau au milieu de chaque cellule.

Dans un mémoire tout récent, SWELLENGREBEL (44) a observé la présence de noyaux dans une Bactérie décrite par MILLER et à laquelle il a donné le nom de *Bacillus binucleatum*. Cette espèce renferme dans chaque cellule deux masses chromatiques homogènes, présentant les caractères microchimiques essentiels de la chromatine et qu'il considère comme des noyaux. Lors du partage cellulaire, chacun des noyaux forment une sorte de bande transversale qui se différencie sur une moitié latérale en une masse chromatique et sur l'autre en une masse achromatique. La masse chromatique se divise en deux petites granules, tandisque la partie achromatique se partage en deux bandes qui en se separant, restent réunies par l'une de leurs extrémités, formant ainsi une sorte de V au milieu de la cellule et ressemblant au noyau spiralé du *B. maximus buccalis*. Les deux branches de ce V renferment chacune un granule chromatique. Bientôt les deux branches se séparent complètement et s'orientent parallèlement l'une à l'autre pour constituer deux noyaux dans chaque cellule fille. La membrane transversale qui sépare les deux cellules filles est colorable par l'hématoxyline ferrique. Les granules décrits ne peuvent donc pas être attribués à la formation de la membrane et paraissent bien être de véritables noyaux.

L'auteur insiste sur la ressemblance de ces noyaux lors de leur partage avec les spirales chromidiales du *B. buccalis* et de quelques Spirilles. Il pense qu'il faut voir là un vestige d'une ancienne organisation plus primitive où le noyau serait à l'état de spirale chromatique. Les Bactéries les plus différenciées, telles que le *B. binucleatum*, posséderaient donc de véritables noyaux, présentant lors de leur division un retour à la forme chromidiale de leurs ancêtres. Les autres moins évoluées n'auraient qu'un système chromidial sous forme de spirale. Dans les autres enfin, les plus primitives, le noyau serait diffus et représenté par des granules chromatiques disséminés dans le cytoplasme, comme dans les espèces étudiées par SCHAUDINN.

B. Technique.

Nos observations ont été faites pour la plupart sur des Bactéries cultivées sur peptone gélosée (peptone 2 %), milieu où elles se développent facilement et qui nous a paru particulièrement favorable [illegible] espéces étudiées. Toutefois, nous avons également observés des [illegible]s cultivées sur des milieux variés: bouillon de peptone liquide,

tranches pomme de terre et de carotte, etc., pour nous rendre compte des modifications qne le milieu pourrait déterminer sur leur structure.

Les fixations et les colorations ont été faites sur des frottis: ce procédé qui donne de mauvais résnltats pour les Levures convient tout à fait à l'étude des Bactéries.

a) Fixations.

Afin d'éviter les chances d'errenrs, nous avons essayé le plns grand nombre de fixations et de colorations possible. Notre techniqne est la même que celle que nous avons employé dans nos recherches sur les Cyanophycées (45), nous y insisterons donc peu.

La plnpart des fixations nous ont donné de bons résultats, notamment le liqnide de Mann, le liquide Lavdovsky, de Picroformol, le formol à 40 %, le Lenhossék, le Telleyesniczky, le Zenker, le Pereniy, le Flemming. Néanmoins les procédés de choix pour la différenciation des granules chromatiques sont le Péreniy, le Lenhossék, et le Zenker. L'alcool, et même la fixation à la flamme sont suffisantes pour la différenciation des corpuscnles métachromatiques. Pour obtenir des belles différenciations de ces corps, nous recommandons le formol, le Lavdovsky et le Lenhossék.

b) Colorations.

Le blen de méthylène, le bleu de toluidine, le bleu de crésyl BB, la thionine l'hémalun et le bleu Unna donnent parfois des résultats, mais en général ces colorants ne permettent pas une différenciation snffisante des granules chromatiques: ils peuvent être employés pour la coloration des corpuscules métachromatiques, surtout le bleu de crésyl BB. Les meillenrs colorants sont l'hématoxyline ferrique, l'hématoxyline cuprique, la safranine, le bleu Borrel et Giemsa. Ces divers colorants peuvent servir aprés la plnpart des fixations.

L'hématoxyline ferriqne est le procédé de choix: les granules chromatiques se colorent en noir foncé, tandisque le cytoplasme prend une teinte grise; on peut le colorer ensuite par l'érythrosine, l'éosine ou le vert lnmière. L'hématoxyline cuprique anssi produit de bonnes différenciations, mais un peu inférieures toutefois aux précédentes. Les granules chromatiques se colorent d'une manière moins distincte, mais en revanche on obtient par ce procédé de belles colorations des corpuscules métachromatiques.

La safranine colore très bien les granulations chromatiques et

les granules représentant les ébanches des spores. Avec la safranine et le lichtgrün, on pent même obtenir dans qnelqnes cas nne différenciation des grannles chromatiques en ronge et dn reste de la cellule en vert, mais les régressions sont tellement délicates qn'on ne peut pas recommander ce procédé.

Le bleu Borrel et le Giemsa donnent des résultats presque aussi bons qne l'hématoxyline ferrique. Le cytoplasme se colore en bleu et les granules chromatiques en violet foncé.

Les colorants employés par A. Meyer ne nous ont jamais bien rénssi.

Les préparations se conservent facilement dans le baume de Canada. Il est préférable de traiter la préparation par l'alcool absoln et le xylol qne la conserver directement dans le banme après simple déssication ce qui provoqne tonjours nne certaine contraction des cellules.

Les colorations vitales au rouge neutre réussissent peu: généralements les cellules se colorent immédiatement et sans différenciation: il est possible d'obtenir de meilleurs résnltats avec une solntion très diluée de blen de méthylène.

II. Etude de quelques espèces.

A. Bacillus radicosus et Bacillus mycoides.

Prenons pour résumer nos observations le *B. radicosus* [1]) (Zimmermann) et le *B. mycoides* (Flügge). Ces deux espèces sont très voisines et se rencontrent dans l'eau on sur la terre de champs ou de jardin. L'nne et l'autre rappellent le Bacille du charbon par l'aspect des bâtonnets et leurs dimensions. Les cellules mesnrent environ 2 μ de long snr 1 μ de large. Par leur grande taille, ces deux Bacilles présentent une grande facilité d'étude.

Sur peptone gélosée, l'un et l'antre se développent abondamment: pendant les ving qnatre premières heures, les cellules se multiplient activement; à partir de ce moment, la division se ralentit et la sporulation commence. Au bout de quarante huit heures, presque toutes les cellules ont sporulées. Ces deux espèces présentent les mèmes caractères cytologiques; nous les étudierons donc ensemble.

[1]) Toutes les espèces que nous avons observées proviennent du laboratoire du Dr. Kral à Prague.

a) Début du développement.

Pendant les six à huit premières heures du développement. les cellules offrent snr le vivant, uu aspect homogène avec parfois une petite vacuole centrale et souvent une sorte de capsule très dense et brillante à l'un des pôles ou aux denx pôles. qui paraît représenter un épaississement de la membrane.

Après fixation, le cytoplasme se colore à peu près uniformément et d'une manière très vive. Cela semble s'expliquer soit par la densité du cytoplasme, soit par un état particulier de la membrane, soit enfin par un mélange intime du cytoplasme et de la chromatine. C'est à peine si l'on distingue, à l'aide de certaiues fixations spéciales telles qne le Pereniy, une apparence plus ou moius granuleuse du cytoplasme. Souvent, on observe au centre de la cellule une petite vacuole. Les cellules sont en voie de division très active et montrent, avec certaines fixations et certains colorants, notamment les fixations au Zenker et les colorations à l'hématoxyline ferrique, des particularités que nous attribnons à la formation de leur cloisons transversales. En effet, avec cette méthode, les cellules apparaissent uniformément colorées en noir foncé (Pl. II fig. 18), mais si l'on prolonge la décoloration, le cytoplasme devient bientôt d'un gris uniforme et l'on observe, au milieu d'un grand nombre de cellules, un granule fortement coloré qui ressemble à s'y méprendre à nn uoyau et que nous avions d'abord considéré comme tel. Une observation plus attentive moutre que ce granule u'est pas un uoyau et paraît représenter le début de la cloison transversale destinée à diviser les cellules.

Voici en effet, la série des stades que l'on observe:

1° Cellules très courtes sans différenciation ou avec, à l'un des pôles ou aux deux, nne capsule colorée en noir intense (Pl. II fig. 13 et 17); 2° Cellules moins courtes avec, an milien et coutre les membranes latérales, deux petits grannles très colorés qui semblent naître aux dépens d'une condensation du cytoplasme lequel présente souvent, autour de ces granules, un aspect plus ou moins hyalin (Pl. II fig. 1, 3, 9 et 14). Parfois, on n'observe qu'uu seul granule, sur le bord de la membraue ou au ceutre de la cellule, mais il est probable, daus ce cas, que le second granule n'est pas encore développé ou qu'il se trouve dans nne position où il n'est pas possible de le distinguer (Pl. II fig. 8, 11, 15 et 16). Les deux petits granules latéraux ne sont pas toujonrs situés snivant une ligne perpendiculaire à l'axe longitudinal de la cellule; souvent ils sont suivant uue ligne oblique et alors ils donnent l'illusion de deux noyaux venant de se diviser ou d'un

14484

stade anaphase de mitose. 3° Cellules un peu plus longues dans lesquelles les deux granules latéraux se soudent l'un à l'autre, au milieu de la cellule, et présentent un peu l'aspect d'un disque biconcave (Pl. II fig. 1, 2, 4, 7 et 14). 4° Cellules longues avec au milieu une membrane transversale fortement colorée, offraut lorsqu'elle se trouve suivant une position un peu oblique par rapport à l'œil, l'aspect d'un gros granule ou d'un disque biconvexe et ressemblant tout à fait à un noyau (Pl. II fig. 1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12). 5° Cellules où la cloison colorée forme à son milieu une zone hyaline qui la divise en deux cloisons parallèles (Pl. II fig. 3 et 7). Parfois les figures de ce stade rappellent un peu les stades anaphase d'une mitose. 7° Stades où les deux cellules ainsi formées se séparent l'une de l'autre suivant la partie hyaline par où s'est dédoublé la cloison colorée (Pl. II fig. 2, 3 et 17). Les deux cloisons transversales qui se sont détachées restent colorables pendant quelque temps et présentent la forme d'une capsule à l'un des pôles de chacune des deux cellules.

Cette série de stades, comme on vient de le voir, semble se rattacher à la formation de la membrane transversale qui à son début présente une vive affinité pour les colorants et qui s'effectue donc de la manière suivante: Il se forme d'abord deux petits granules colorables, l'un de chaque côté de la membrane; ceux ci émettent chacun vers le centre un prolongement effilé par lequel ils se soudent l'un à l'autre, formant un disque biconcave qui sépare la cellule en deux cellules filles. Un épaisissement de la partie médiane de la cloison nouvellement formée se produit ensuite; celle ci prend l'aspect d'un disque biconvexe lorsqu'elle se trouve dans une situation légèrement oblique par rapport à l'ail. Bientôt cette cloison se clive en deux bandes par la formation à son milieu d'une zone hyaline suivant laquelle se fait la séparation des cellules. Les cloisons nouvellement formées restent quelque temps colorées. Souvent le partage s'effectue suivant un plan oblique ce qui explique que les deux granules, destinés à se souder pour former la cloison, ne se trouvent pas toujours situés au même niveau. Parfois la formation de la cloison médiane n'est pas encore achevée que les deux ébauches des cellules filles commencent déjà à produire sur leurs deux côtés latéraux de petits granules destinés à leur division, de telle sorte que souvent les cellules apparaissent constituées d'une série de bandes transversales très colorables que MENCL (37) considère comme des plaques polaires d'anaphase ainsi que nous le verrons plus loin

(Pl. II fig. 3 et 14). Nous avons signalé (45), dans les Cyanophycées, un mode assez analogue de cloisonnement.

Ces granules en rapport avec la formation des cloisons ressemblent tellement à des éléments nucléaires que nous nous sommes demandé si vraiment ils ne correspondraient pas à des noyaux. On pourrait penser que chaque cellule renferme un noyau appliqué à la membrane transversale, se confondant plus ou moins avec elle et donnant l'illusion que celle-ci est colorée. En ce cas, au moment du partage cellulaire, le noyau se diviserait suivant un plan oblique et la cloison transversale apparaîtrait sous forme de zone hyaline entre les deux noyaux fils qui resteraient appliqués contre elle. Beaucoup de ces figures d'ailleurs ne sont pas sans rappeler les noyaux récemment décrits par Swellengrebel dans le *Bact. binu-cleatum*. Mais l'hypothèse nucléaire ne peut plus se soutenir lorsqu'on observe la suite du développement. En effet, au moment de la sporulation, lorsque les spores sont formées dans une chaîne de cellules qui ne doivent plus par conséquent renfermer de noyau, on retrouve souvent, aux pôles de ces cellules, des capsules fortement colorées et donnant l'illusion de noyaux. Il semble donc que ce soit bien la cloison transversale qui fixe les colorants. D'ailleurs, les granules producteurs de la membrane fixent le bleu de méthylène à l'état vivant, alors que tout le contenu de la cellule reste incolore, ce qui ne permet guère de voir en eux des formations nucléaires. Les cloisons transversales en voie de formation apparaissent colorées et laissent voir exactement les mêmes tades que nous venons de décrire: apparition de deux petits granules latéraux et soudure de ces granules aboutissant à la formation de la cloison transversale (Fig. III).

Ces figures de formations de cloisons transversales expliquent beaucoup de fausses interprétations qui ont été commises sur la soi-disant existence d'un noyau typique. C'est ainsi que les noyaux récemment décrits par Bohuslav Rayman et Karel Kruis (40) représentent certainement l'ébauche des cloisons transversales. Ces auteurs décrivent, en effet, des cellules courtes avec un ou plus souvent deux petits granules latéraux qu'ils considèrent comme des noyaux, et des cellules longues avec un gros granule colorable, situé au milieu et dans un rétrécissement de la cellule. Souvent enfin, ils observent dans les cellules longues, au niveau d'un rétrécissement médian, deux granules très rapprochés qui ressemblent à deux plaques polaires d'une anaphase, mais qu'ils interprètent comme des stades de conjugaison. D'après ces auteurs, les cellules courtes à deux noyaux représenteraient des cellules en voie de partage,

tandis que les cellules longues correspondraient à des stades de fusion de deux cellules courtes: le noyau placé dans le rétrécissement médian, par où s'est effectuée la soudure, résulterait par conséquent d'une fusion nucléaire entre les deux cellules qui se sont unies (Fig. I). Ce serait là une conjugaison analogue à celle décrite par SCHAUDINN dans le *B. Bütschlii*; mais, au lieu de s'effectuer au moment de la sporulation, elle s'accomplirait dès le début du développement. En examinant attentivement et à la loupe les microphotographies publiées par KRUIS et RAYMAN, on peut se rendre compte de leur erreur et voir que ce qu'ils décrivent comme des noyaux ne sont autre chose que des cloisons transversales en voie de formation.

A.

B.

Fig. I. Schéma.

A. Divers stades représentant l'évolution des granules colorables, d'après l'interprétation de KRUIS et RAYMAN. (Les granules représentent pour ces auteurs des noyaux.) B. Id. d'après notre interprétation. (Nous considérons les granules colorables comme les ébauches des cloisons transversales.)

MENCL (37) pourrait bien avoir commis la même erreur dans ses premières recherches, ainsi qu'il nous a paru, d'après l'examen des préparations que cet auteur a bien voulu nous envoyer. Nous y avons vu des parties fortement colorées, donnant parfois un peu l'impression de noyaux, mais paraissant se rapporter à des cloisons transversales: jamais nous n'avons pu constater la présence de véritables noyaux. MENCL semble donc confondre l'ébauche de la cloison transversale avec un noyau, et il considère, en tous cas, les cellules en voie d'actives divisions, traversées par une série de bandes colorées assez rapprochées les unes des autres, comme des stades d'anaphase d'une ou de plusieurs mitoses s'accomplissant simultanément dans la même cellule (Fig. II).

La coloration des membranes transversales ne s'observe guère

que dans des conditions très spéciales, telles par exemple que les fixations sur Zenker et les colorations à l'hématoxyline ferrique. Avec d'autres colorants, elle est moins apparente, ce qui explique qu'elle n'ait guère été remarquée par les nombreux auteurs qui ont observé la structure des Bactéries. Cependant, ce mode de formation des cloisons correspond à celui qu'ont décrit Bütschli (5), Migula (3) et Schaudinn.

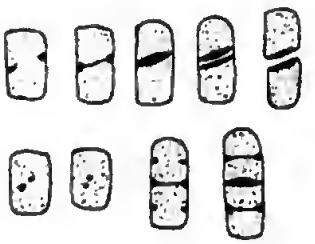


Fig. II. Schéma.
Formation des cloisons transversales attribuée par Mencl à des stades de reconstitution nucléaire.

Schaudinn (18) notamment observe, dans le *Bacillus sporonema*, la formation d'nn léger étranglement médian de la cellule, puis l'apparition au nivean de l'étranglement de deux petits granules pariétaux colorables qui finissent par se souder au milien pour former la cloison transversale.

Dans le *B. Bütschlii*, au contraire, la cloison transversale se forme anx dépens d'un seul petit grannle colorable qui apparaît au centre de la cellule et se soude ensuite anx deux membranes latérales.

Dans ces deux cas, l'ébauche de la cloison apparaît sous forme de petits granules colorables, mais, d'après les figures de Schaudinn, ces corps sont si petits par rapport à la cellule qu'il n'est pas permis de les confondre avec des formations nucléaires.

Tout récemment, Swellengrebel (29 et 44) a décrit et figuré, dans le *B. maximus buccalis* et dans le *Bact. binucleatum*, des cloisons transversales très colorables qui ressemblent beauconp à des noyanx.

b) Cellules après huit heures de développement.

Au bout de huit ou dix heures de culture, les cellules changent d'aspect et deviennent beaucoup plus faciles à étudier. A l'état vivant, elles apparaissent avec une structure vacnolaire et un cytoplasme rempli de granules refringents (Fig. III). On observe d'ordinaire an centre de chaqne cellule plusieurs grosses vacuoles, tandis que le reste est occupé par un cytoplasme homogène on finement alvéolaire (Pl. II fig. 19 à 28 et 69 à 71, 80 à 83, 78, 79 et 95).

Placées dans une goutte d'une solution très diluée de bleu de méthylène, les cellules offrent un contenu incolore. Les membranes transversales seules fixent le colorant. Au bout d'un certain temps, par suite probablement de la mort occasionnée par le bleu de méthylène, le cytoplasme prend le colorant, et montre une grande quantité de granulations plus colorables.

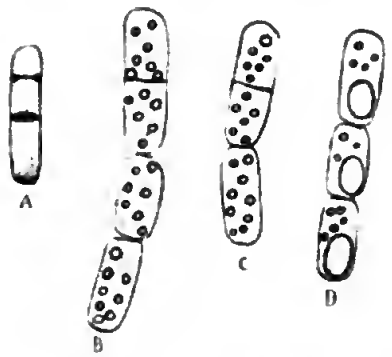


Figure III. *Bacillus mycoides.*

Aspect des cellules sur le frais. A = Cellule, au bout de 8 heures de développement, colorée par une solution très diluée de bleu de méthylène; les cloisons transversales ont seules fixées le colorant. B, C et D = Cellules non colorées, au bout de 24 heures, montrant des granules réfringents. Dans les cellules D, on aperçoit des spores en formation sous forme d'un gros grannle dans chaque cellule.

Après fixation, les granules se colorent fortement; ils présentent dimensions variables et des formes irrégulières, parfois anguleuses. Ces granules, qui n'offrent pas les propriétés de la volutine et que nous désignerons sous le nom de granules chromatiques, bien qu'il ne soit pas prouvé qu'elles soient constituées de chromatine, s'accumulent surtout vers les deux pôles de la cellule (Pl. II fig. 26, 28 et 95) ou vers le milieu (Pl. II fig. 23 et 84) lorsqu'elles sont en voie de cloisonnement. Souvent elles se confondent plus ou moins avec les membranes transversales colorées et leur donnent un aspect irrégulier. Parfois aussi elles sont placées sur le bord des grosses vacuoles du centre de la cellule (Pl. II fig. 19 à 23).

Après colorations à l'hématoxyline ferrique, les granules se teignent en noir intense, tandis que le cytoplasme devient gris foncé. Si l'on colore ensuite par l'érythrosine ou le lichtgrün, le cytoplasme fixe difficilement ces teintures et prend une teinte rose ou vert sale. Avec la safranine et le lichtgrün, les granules chromatiques apparaissent en rouge sombre et le cytoplasme se teint en rouge clair ou parfois fixe légèrement le lichtgrün (Pl. IV fig. 45 à 46). Après coloration au bleu Borrel ou au Giemsa, les granules se

colorent en bleu foncé violacé et le cytoplasme en bleu pâle (Pl. IV fig. 38 à 40). Les granules chromatiques fixent la plupart des colorants basiques et présentent à cet égard les caractères de la chromatine.

c) Sporulation.

Après vingt-qnatre heures, toutes les cellules offrent une snperbe structure alvéolaire, analogne à celle qn'ont décrites Bütschli et Schaudinn. Les cloisons transversales sont toujonrs colorables et leur contour se confond sonvent avec les granules dn cytoplasme plns on moins appliqués contre elles. Le cytoplasme renferme un très grand nombre de petits granules situés dans les nœuds de la trame, plns accentués qn'anparavant et qui, à ce moment pourraient être plus facilement encore considérés comme des granulations chromatiques ou chromidies (Pl. II fig. 37 à 44, 72 à 77, 84 à 100 et Pl. III fig. 4 à 16). Parfois, ces granulations sont surtout abondantes dans la région axiale de la cellnle et présentent dans leur ensemble l'aspect d'un chapelet plus ou moins spiralé transversant la cellule dans sa longueur; on pourrait donc au premier abord les considérer comme rénnies en un système chromidial continu analogue du noyau spiralé de Swellengrebel (19) et an filament central de Feinberg (16), mais un examen attentif montre que les grannles sont en réalité dispersés dans le cytoplasme, très rapprochés les uns des autres, mais jamais contigus. Il n'y a donc là qn'une apparence (Pl. II fig. 86, 89 et 97, Pl. III fig. 1 et 2, Pl. IV fig. 39 et 45).

La sporulation ne semble pas être précédée de phénomènes d'autogamie analogues à cenx qui ont été décrits par Schaudinn (18) dans le *B. Bütschlii* et le *B. sporonema*. Il est donc probable qne les phénomènes d'autogamie sont loin d'être la règle générale chez les Bactéries et qn'ils ne se rencontrent qne dans quelques espèces très archaïques.

Lors de la sporulation, on voit se former à l'un des pôles de la cellule, tont près de la cloison transversale, nn petit granule, visible sur le vivant sous forme d'une vacnole (Figure III), qui d'abord offre nn contonr un peu irrégulier, pnis devient sphériqne et qni présente tous les caractères d'un noyau comme l'avait déjà remarqué Kunstler (41) (Pl. II fig. 29, 35, 41, 42, 44 à 49, 53; Pl. II fig. 24 à 29, 32 à 59; Pl. IV fig. 41 à 43 et 47; 24, 25, 26, 27, 36 à 30, 40 à 44). Ce grannle se colore en ronge foncé par la safranine et en noir intense par l'hématoxyline ferriqne, tandis que le cytoplasme devient de plns en plus acidophile et fixe plus facilement

qu'au début l'éosine et le lichtgrün. Ce granule grossit, prend une forme ovale, puis s'entoure d'une membrane qui en s'épaississant finit par s'opposer alors à la pénétration des colorants. A ce moment la spore ne peut plus se colorer par les moyens ordinaires, sa membrane seule fixe légèrement les colorants. En même temps, la spore s'entoure d'une masse amorphe très colorable qui paraît provenir d'un épaississement autour de la spore du cytoplasme non utilisé à la formation de cette dernière (Pl. II fig. 51 à 58, Pl. III fig. 7 1à 73). SCHAUDINN (18) a décrit la même particularité dans le *B. Bütschlii*.

Pendant le développement de la spore, le cytoplasme reste granuleux, les spores ne paraissent donc pas dériver de la condensation des granules du cytoplasme ou au moins ne dérivent que d'une partie d'entre eux. Une grande partie de ceux-ci, en effet, persiste pendant la formation de la spore: souvent même, ils se disposent en traînées longitudinales qui offrent quelques rapports avec les granules de reliqnat dn *B. Bütschlii*, qui restent à l'état de chapelet spiralé entre les deux spores.

Une fois formée, la spore grossit peu à peu aux dépens du cytoplasme qui n'a pas été utilisé à sa formation et qu'elle absorbe en grande partie. Dés l'apparition de l'ébauche de la spore, le cytoplasme perd peu à peu ses granules chromatiques.

En somme, les spores naîssent suivant un procédé très analogue à celui qu'ont décrit SCHAUDINN (18) dans le *B. sporonema*, et plusieurs autres auteurs dans différents Bacilles, notamment KUNSTLER (41) et ARTHUR MEYER (34). SCHAUDINN observe dans le *B. sporonema*, les processus suivants: formation d'une petite vacuole sporogène, fixant fortement les colorants, puis transformation de la vacuole sporogène en spore dont la membrane s'oppose à la pénétration des colorants. A. MEYER également admet que la spore naît aux dépens d'une vacuole dans laquelle se précipite un cytoplasme très dense. KUNSTLER enfin décrit la spore comme un granule colorable, ressemblant à un noyau et naissant au voisinage de la membrane comme si elle procédait d'un bourgeonnement de cette dernière. La ressemblance que la spore offre à ce moment avec un noyau l'amène à émettre l'opinion que le noyau des organismes supérieurs ne serait peut être que le vestige de la spore des Protophytes.

Dans le *B. Bütschlii* (18) la spore nait d'une manière qui est en apparence assez différente: elle se présente d'abord sous forme d'une masse colorable produite par la réunion d'nne partie des granules chromatiques disseminées dans la cellule, et que SCHAUDINN considère comme nn véritable noyau. Ce noyau s'entoure bientôt d'une mince

zone cytoplasmiqne laquelle s'enveloppe à son tour d'une membrane qui délimite la spore et empêche désormais la pénétration des colorants. Schaudinn admet donc, au moment de la sporulation, la formation dans la cellule, d'nn véritable noyau, dérivant de la condensation d'une partie des granules chromatiques du cytoplasme, ce qui lui permet de considérer ces derniers comme des chromidies.

On pourrait se demander si la formation des spores dans les Bacilles endosporés ne s'effectuerait pas toujonrs comme dans le *B. Bütschlii* et si le granule colorable (ébauche de la spore), décrit par Schaudinn dans le *B. sporonema*, par Kunstler et Meyer dans d'autres Bacilles, et par nous dans le *B. radicosus* et le *B. mycoïdes*, ne représenterait pas également nn noyan. Il serait possible en effet que la mince zone cytoplasmique, qni se forme autonr de ce granule dans le *B. Bütschlii*, existe aussi dans les autres espèces, mais ne soit pas visible par suite de la petite dimension de ces derniéres.

Dans le *B. radicosus* et le *B. mycoides*, comme dans les autres espèces que nous avons examinés, il est impossible de savoir si la masse colorable qui constitue l'ébauche de la spore représente un noyau ou si elle correspond au contraire à la spore elle-même. Nous avons remarqné cependant, dans qnelques cas, que lorsque la spore a atteint une certaine dimension, elle s'entoure d'une zone hyaline, très difficile à déceler, qni ressemble à la zone cytoplasmique décrite par Schaudinn, dans le *B. Bütschlii* (Pl. IV fig. 44 et fig. 48 à 52). Cette zone hyaline représenterait elle la formation d'une couche cytoplasmique antour de la masse chromatique ou correspond-elle à l'origine de la membrane?

d) Germination des spores.

La germination ne présente pas de particularités très intéressantes. La spore pen à pen grossit d'environ la moitié de son volume primitif,

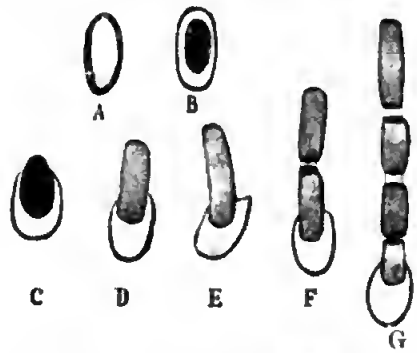


Figure IV. *Bacillus mycoides.*
Germination des spores (Zenker, hématoxyline ferrique).

sa membrane subit alors des modifications et laisse pénétrer les colorants (Fig. IV A et B). Bientôt la cloison externe éclate sur un pôle et laisse sortir un bâtonnet qui s'allonge, se cloisonne et forme bientôt une chaîne de Bacilles (Fig. IV C, D, E, F, G). Au moment de sa sortie de la spore, le bâtonnet présente l'organisation que nous avons décrite au début du développement, c'est à dire, cytoplasme homogène, très colorable, sans différenciations visibles en granules chromatiques.

e) Cultures dans différents milieux.

Le *B. radicosus* et le *B. mycoides* ne renferment qu'exceptionnellement des corpuscules métachromatiques: on en observe quelquefois, au cours du développement surtout pendant la sporulation et dans certains milieux tels que la carotte ou la pomme de terre, mais ils sont toujours très petits et peu nombreux. Cependant dans les cultures sur peptone liquide, où le *B. radicosus* vit difficilement, on assiste à la production dans cette espèce, aux deux pôles et souvent au centre de la cellule, d'énormes corpuscules métachromatiques dont le diamètre dépasse souvent celui de la cellule, ce qui donne à cette dernière un aspect moniliforme (Pl. IV fig. 53 à 56, 66 et 68).

A aucun moment du développement, nous n'avons constaté la présence de globules de graisse après fixations au Flemming. Par contre, on rencontre du glycogène sous forme de petits grains dans le cytoplasme. Le glycogène s'observe surtout pendant la sporulation, mais n'existe toujours qu'en très petite quantité dans les cultures sur peptone gélosée. Au contraire, il est très abondant dans les cultures sur carotte ou pomme de terre.

La structure des cellules, ne varie généralement pas sensiblement dans les différents milieux de culture. On constate cependant dans le *B. radicosus* une grande modification de structure, lorsqu'on le cultive sur carotte ou pomme de terre. Dans ces deux milieux de culture, ce Bacille prend une structure des plus intéressantes.

Tout d'abord, les cellules subissent des transformations morphologiques: au début, elles conservent leur forme de bâtonnet, mais au bout d'une douzaine d'heures, leur volume s'accroit, leur partie médiane se renfle, tandisque les deux pôles s'effilent. Les cellules offrent alors l'aspect de barques.

A l'état vivant, les cellules présentent au début du développement une structure homogène, parfois légèrement granuleuse ou avec une ou deux petites vacuoles au centre. Au bout de huit ou dix heures, elles offrent deux pôles renfermant une matière homogène et opaque

et une partie centrale remplie de granules réfringents. Colorées par l'iodo-iodure de potassium, les cellules montrent alors dans les deux pôles une abondante production de glycogène; tout le centre est occupé par des granules colorés en jaune.

Aprés fixation et coloration, on observe dans les premières heures, une structure analogue à celle que nous avons décrite sur peptone gélosée (Pl. IV fig. 30 et 31), mais vers la huit ou dizième heure, les granules chromatiques se localisent au centre de la cellule, tandisque celle ci prend une très belle structure alvéolaire. Aux deux pôles, la trame cytoplasmique est peu colorable et se distingue difficilement; elle n'offre pas de granulations chromatiques, mais quelques corpuscules métachromatiques. Dans toute la partie médiane, au contraire, la trame est très apparente et renferme dans ses nœuds de nombreuses et grosses granulations chromatiques. Il semble donc se produire ici une localisation de chromatine au centre de la cellule, localisation qui paraît tenir à la présence du glycogène lequel dans les autres cultures est toujours très rare et qui ici est élaboré en grande abondance aux deux pôles.

Cette agglomération de granules chromatiques au centre de la cellule présente un peu l'aspect d'un noyau et pourrait être facilement considéré comme tel aux yeux d'un observateur non préveuu (Pl. II fig. 62 à 65, 66 à 68 et Pl. IV fig. 1 à 36). Il semble que l'on puisse la considérer comme un équivalent du noyau. Cette structure est un des arguments les plus sérieux en faveur de la signification nucléaire des granules chromatiques disséminés dans le cytoplasme des Bactéries. En effet, la masse formée par l'agglomération des granules chromatiques semble participer à la division cellulaire: lors du partage de la cellule, elle s'allonge, puis s'étrangle à son milieu et se sépare en deux portions qui s'écartent l'une de l'autre; bientôt une cloison transversale apparaît au milieu de la cellule et sépare deux cellules filles pourvues chacune d'une masse chromatique.

La sporulation s'effectue difficilement sur carotte ou pomme de terre et ce n'est guère qu'au bout de huit ou dix jours, qu'on voit apparaître quelques spores. Les cellules qui donnent naissance aux spores prennent la structure décrite dans les cultures sur gélose peptonisée; la localisation de granules chromatiques disparaît et ces dernières se répartissent dans tout le cytoplasme.

B. Etude de quelques autres Bacilles endosporés.

Les autres Bacilles que nous avons observés montrent à peu près la même structure que le *B. radicosus* et le *B. mycoides*. Dès les

premières heures du développement, les cellules offrent un aspect presque homogène sans granulations bien apparentes: leur cloisonnement s'effectue de même que dans les deux espèces précédemment étudiées: les cloisons apparaissent sous forme de deux granules latéraux très colorables qui se soudent l'un à l'autre pour constituer un gros granule central ressemblant à un noyau et qui est l'origine de la cloison transversale. Ce processus est nettement visible dans tous les Bacilles que nous avons examinés: *B. megatherium* (DE BARY), *B. subtilis* (EHRENBERG), *B. alvei* (WATSON-CHEYNE et CHESHIRE) (Pl. II fig. 109), *B. asterosporus* (A. MEYER) (Pl. II fig. 110 et 111), *Tyrothrix scaber* (DUCLAUX), *B. tumescens* (ZOPF).

Dans les *B. megatherium* (Pl. III fig. 60 à 66) et *subtilis*, la structure alvéolaire apparaît vers la huitième heure (en culture sur peptone gélosée) et la formation des spores commence au bout de douze heures. La sporulation présente des caractères identiques à ceux que nous avons décrits pour le *B. radicosus* et le *B. mycoïdes*. On ne trouve généralement de corpuscules métachromatiques qu'exceptionnellement et dans des conditions très spéciales. Jamais on n'observe de structure analogue à celle qu'offre le *B. radicosus* dans les cultures sur pomme de terre ou carotte. Nous n'avons constaté pour toutes ces espèces (après fixations au Flemming) aucune production de graisses, contrairement à l'opinion de A. MEYER, qui considère ces formations comme très fréquentes dans les Bactéries. Le glycogène est également peu abondant.

Dans le *B. limosus* (RUSSEL), le développement végétatif et la sporulation procèdent aussi à peu près de la même façon. Ce Bacille est intéressant parce qu'il a été considéré par certains auteurs, notamment par DANGEARD, comme assez différent des autres Bacilles endosporés. Cet auteur a observé, en effet, dans le *B. limosus*, une coloration légèrement verte du protoplasme et un mode de formation de spores très particulier. D'après DANGEARD, la spore naîtrait de l'enkystement de tout le protoplasme de cellule et non comme dans les autres Bacilles d'une petite partie de ce protoplasme. Nos observations ne sont pas conformes à celles de DANGEARD (46). Jamais nous n'avons observé une coloration verte des cellules, si légère soit elle. De plus dans notre espèce, la formation des spores s'effectue comme dans les autres Bacilles aux dépens d'une petite portion du cytoplasme. On peut donc se demander si l'espèce décrite par DANGEARD correspond bien à l'espèce étudiée par nous, laquelle provient comme toutes les autres d'ailleurs du laboratoire de KRAL.

Au début du développement, les cellules ont un aspect homogène

avec quelquefois une ou deux petites vacuoles centrales. Leur cytoplasme est très chromophile sans granulations bien appareutes. La formation des cloisons transversales s'effectue comme dans le *B. radicosus* (Pl. II fig. 77 à 85).

Vers la huitième ou dizième heure, le cytoplasme preud la structure alvéolaire (Pl. II fig. 87 à 98). On observe très souvent une orientation des granules au centre de la cellule, formant une sorte de chape let axial, snrtout dans les grosses cellules. Mais ce ne semble être qu'une apparence, car jamais les grauules n'apparaissent contiguës et il ne paraît donc pas exister de chromidium sous forme de filament axial comme daus le *B. maximus buccalis* (Pl. II fig. 95 et 98).

La spore nait parfois à l'un des pôles de la cellule, mais le plus souveut au centre; elle présente (Pl. III fig. 99, 100 à 104) d'abord l'aspect d'un petit granule très colorable, qui bieutôt grossit aux dépens du cytoplasme resté inutilisé à sa formation, puis se transforme en spore définitive qui ne se colore plus par les moyens ordinaires. La spore prend un volume assez considérable; son diamètre devient un peu supérieur à celui de la cellule qui la renferme, ce qui détermine daus cette dernière un léger renflement médiau (Pl. III fig. 102 à 107).

Les autres espèces, tels que *B. alvei* et *B. asterosporus* (Pl. III fig. 108 à 111) semblent présenter des caractères analogues, bien que leur faible dimension rendent difficile les études cytologiques. Une différence cependant est la présence en très grande quantité de corpuscules métachromatiques.

Dans le *B. asteroporus*, dès le début du développement, on observe généralement, au centre de chaque cellule, un unique corpuscule métachromatique, ressemblant d'une manière frappante à un noyau (Pl. III fig. 74). Il paraît certain que c'est ce granule qui a été décrit par A. Meyer (34) comme un noyau. Il faut remarquer, qu'au début de ses recherches sur les Bactéries, cet auteur ne connaissait pas encore l'existence des corpuscules métachromatiques et on s'explique facilement son erreur. D'ailleurs son élève Grimme (47) dans ses recherches sur la volutine, admet qu'un grand nombre des corps décrits par Meyer comme des noyaux se rapportent à de la volutine. Cet auteur continue cependant à croire à l'existence du noyau, bien qu'il n'ait pu le différencier que très rarement (encore les figures où il le représente sont-elles fort peu concluantes). Dans les cultures un peu plus agées, on observe souvent un plus grand nombre de corpuscules métachromatiques, mais jamais plus de deux ou trois: ils sont ordinairement localisés au centre et aux pôles des cellules (Pl. IV fig. 69).

La sporulation s'effectue difficilement sur peptone gélosée et n'apparaît qu'au bout d'une huitaine de jours. Elle ne diffère pas de celle des autres espèces et débute par la formation, à l'un des pôles de la cellule ou plus souvent au milieu, d'un gros granule colorable: celui-ci grossit, s'entoure d'une membrane et se transforme en une spore définitive (Pl. IV fig. 75).

Les cellules destinées à sporuler renferment d'ordinaire un ou parfois deux ou trois corpuscules métachromatiques: ceux. ci persistent dans le cytoplasme non utilisé à la formation de la spore, pendant toute la durée de la sporulation. Ils disparaîssent plus tard comme l'a montré GRIMME, sans doute absorbés par la spore. La spore adulte est très grosse et détermine le renflement médian de la cellule qui la renferme; elle ne se colore plus par les moyens ordinaires, mais sa membrane fixe légèrement les colorants et prend une teinte métachromatique rougeâtre avec le bleu Unna.

Le *B. alvei* renferme une grande quantité de corpuscules métachromatiques: Au début du développement, ceux-ci sont localisés aux deux pôles de la cellule, sous forme de deux très petits granules, l'un à chaque pôle (Pl. IV fig. 59 à 36). Un peu plus tard, ils grossissent beaucoup; en même temps on en voit apparaître de nouveau au centre de chaque cellule. Vers le troisième ou quatrième jour de culture, les cellules se remplissent d'énormes corpuscules métachromatiques dont le diamètre dépasse de beaucoup le calibre du Bacille ce qui donne à ce dernier un aspect nettement moniliforme (Pl. III fig. 70). On comprend aisément en voyant ces formes que les anciens observateurs aient pu confondre les corpuscules métachromatiques avec des spores. A la fin du développement les corpuscules métachromatiques disparaissent entièrement.

La sporulation s'effectue très difficilement sur peptone gélosée: au contraire, elle apparaît au bout de vingt quatre heures sur carotte. Elle s'accomplit comme dans le *B. asterosporous*: la spore naît pôle sous forme d'un petit granule colorable, qui grossit et s'entoure d'une membrane faisant obstacle à la pénétration des colorants (Pl. IV fig. 70 à 72). Une fois adulte, la spore est très grosse et détermine, par sa dimension supérieure à celle du sporange, le renflement polaire de ce dernier qui prend l'aspect d'un têtard ou d'une massue.

Lors de la sporulation, les corpuscules métachromatiques disparaissent généralement en grande partie, il n'en subsiste souvent qu'un seul, qu'on retrouve dans le cytoplasme non utilisé, lorsque la spore est formée et qui finit par disparaître lui-même.

Bien que notre étude porte exclusivement sur les Bacilles endo-

sporés, nous avons eu l'occasion d'examiner le *Spirillum volutans* (*Sp. giganteum*), et nous pensons qu'il y a lieu néanmoins de le décrire ici.

Le *Sp. volutans* présente au début de son développement une structure vacuolaire, formée de quelques grosses vacuoles centrales sur les bords desquels on aperçoit un certain nombre de corpuscules métachromatiques. Au bout d'environ deux ou trois jours, les cellules grossissent beaucoup et s'allongent; elles montrent alors une structure nettement alvéolaire avec de nombreux corpuscules métachromatiques (Pl. IV fig. 76) sur le bord des vacuoles dans les nœuds de la trame. Ceux-ci ont des formes et des dimensions très irrégulières, quelques uns sont très gros. On comprend que certains observateurs aient pu prendre pour des granulations chromatiques ces corps régulièrement disposés sur les nœuds de la trame cytoplasmique. Plus tard, vers la fin du développement, la structure alvéolaire persiste, mais les corpuscules métachromatiques montrent une tendance à disparaître. On obtient facilement de très belles colarations vitales des corpuscules métachromatiques par le rouge neutre.

La division des cellules se produit par un étranglement médian, mais nous n'avons pas suivi les détails de ce processus.

La structure que nous venons de décrire correspond à la structure observée par tous les auteurs qui nous ont précédé dans l'étude du *Sp. volutans:* [Bütschli (5), Grimme (47), Swellengrebel (42), Kunstler et Busquet (43)]. Jamais nous n'avons observé de noyau typique comme Kunstler et Busquet (41) dans le *Sp. periplatenicum.* Le noyau ici encore comme dans les Bacilles endosoporés parait être remplacé par des granules chromatiques disséminés dans les nœuds de la trame cytoplasmique, ou par des parties plus colorées de la trame (fig. 3), mais jamais nous n'avons pu constater un chromidium sous forme de spirale chromatique comme l'a récemment décrit Swellengrebel (42). Mais nous n'avons pas poussé assez loin cette étude pour pouvoir nous prononcer définitivement sur cette question étudiée avec beaucoup de soin par Swellengrebel (42). Rappelons cependant que l'existence de la spirale chromatique a été mise en doute par Hölling et Zettnow.

Figure V. *Spirillum volutans.* (Picroformol, hématoxyline ferrique.) Cellules provenant d'une culture de 24 heures.

III. Considerations générales et conclusions.

Que doit-on conclure de ces observations? Tout d'abord à aucun moment du développement, nous n'avons pu observer la moindre trace d'un noyau. Il ne paraît donc pas exister chez les Bactéries de véritable noyau.

Existerait-il un noyau que la technique actuelle ne permettrait pas de différencier? Cela paraît peu probable, car ce noyau, s'il existait, serait certainement visible dans une espèce aussi grosse que le *B. Bütschlii* et n'aurait pas passé inaperçu aux yeux d'un observateur aussi expérimenté que Schaudinn (18). D'ailleurs, nous nous sommes attachés dans nos observations à employer un très grand nombre de méthodes de fixations et de colorations qui toutes nous ont donné des résultats concordants et nous ont montré l'absence de noyau.

D'autre part, les espèces que nous avons étudiées ne renferment pas le corps central décrit par Bütschli (5). On ne retrouve absolument rien qui rappelle le corps central signalé par cet auteur et revu ensuite par nous dans les Cyanophycées (45). Il n'existe pas non plus de spirale chromatique analogue à celle qui a été décrite récemment par Swellengrebel (19) dans un certain nombre de Bactéries.

D'un autre côté, il est difficile d'admettre, avec Fischer (2), Massart (4) et Migula (3), que les Bactéries constituent des organismes dépourvus de noyau ou de tout équivalent nucléaire et font ainsi exception à la règle partout ailleurs constatée chez les Protistes.

Faut-il voir l'équivalent d'un noyau dans les granulations cytoplasmiques, absentes ou peu distinctes dans le début du développement, plus grosses et mieux déterminées au moment de la sporulation, que l'on rencontre presque toujours dans la cellule des Bactéries?

L'hypothèse la plus vraisemblable serait, peut être de considérer, avec Schaudinn, les Bactéries comme renfermant une chromatine plus ou moins mélangée au cytoplasme, différenciée parfois à l'état de chromidies et se précipitant lors de la sporulation pour former la spore qui serait constituée en majeure partie de chromatine. La structure décrite par Schaudinn dans le *B. Bütschlii*, d'ailleurs plus évolué, serait un état différencié de cette structure très simple, primitive ou dégénérative, car elle offre, au moment de la sporulation, un véritable noyau formé aux dépens des granules chromatiques du

cytoplasme. Il en serait de même de la structure récemment observée par Swellengrebel (19) dans le *B. maximus buccalis* et quelques Spirilles où il paraît exister un système chromidial sous forme d'un filament spiralé. [1])

Au début du développement, il y aurait donc un mélange intime du cytoplasme et de la chromatine qui donnerait aux cellules leur aspect homogène et leur forte affinité pour les colorants, à moins que ces caractères ne tiennent à des états particuliers du cytoplasme ou de la membrane, entravant la différenciation des granules chromatiques. Lors de la sporulation, la chromatine se différencierait en véritables chromidies dans les nœuds de la trame d'un cytoplasme alvéolaire. La spore naîtrait sans doute de la condensation d'une partie de cette chromatine et serait donc constituée en majeure partie par de la chromatine. Peut-être même, le granule colorable dont dérive la spore, représenterait-il comme dans le *B. Bütschlii* un véritable noyau entouré d'une mince zone cytoplasmique que la petite taille des cellules empêcherait de distinguer? Certaines apparences pourraient le faire croire.

Remarquons que cette structure est essentiellement voisine de celles décrites par Schaudinn (18) et Swellengrebel (19), comme nous avons pu nous en convaincre par l'examen des préparations que ces auteurs ont eu l'amabilité de nous communiquer. Dans le *B. Bütschlii*, la structure est même à peu près identique: même structure alvéolaire avec granules chromatiques de formes variables, situés dans les nœuds du cytoplasme alvéolaire. Les processus de formation des spores ressemblent beaucoup à certains de nos figures (Pl. IV fig. 44 et 48 à 50) et le noyau de la spore présente des analogies certaines avec le granule colorable qui représente l'ébauche de la spore dans les espèces étudiées par nous.

Plusieurs argumeuts plaident en faveur de l'hypothèse d'un système chromidial plus ou moins diffus dans le Bactéries. Tout d'abord les granulations du cytoplasme présentent des caractères voisins de la chromatine vis à vis des colorants. Avec les colorations à la safranine et au lichtgrün, ils fixent la safranine, tandis que le reste du

---

[1]) Il est possible toutefois que Swellengrebel ait confondu la trame de la structure alvéolaire avec un filament spiralé et que la structure qu'il décrit corresponde à celle que Schaudinn et nous avons observée. C'est ce qui semblerait résulter des recherches de Hölling (20) et de Zettnow (21). Nous ajouterons en faveur de cette opinion qu'en examinant les préparations que M. Swellengrebel a eu l'obligeance de nous envoyer, nous n'avons pas pu nous convaincre de l'existence de la spirale chromatique.

cytoplasme se colore plutôt par le lichtgrün. Cela est surtont visible dans le cas où des granules sont accumnlés au centre de la cellule (cultures sur carotte) et au moment de la sporulation où l'ébauche de la spore fixe électivement la safranine. Il est vrai qu'avec les procédés des colorations fondés sur la méthode de Romanovsky (bleu Borrel et Giemsa) les granules chromatiques ne se teignent pas en rouge comme cela se voit chez les Protozoaires, mais en bleu foncé, avec toutefois une nuance virant légèrement sur le rouge. Mais cela ne paraît pas avoir une grande importance.

Enfin nn des arguments les plus importants en favenr de cette théorie est la localisation si curieuse des granules chromatiques au centre de la cellule, que nous avons observé dans les cultures sur carotte et sur pomme de terre, et le partage de la masse formée par l'agglomération de ces granules, qui accompagne toujours la division cellulaire.

Remarquons, en outre, que, comme l'a très bien fait ressortir SCHAUDINN (18), les récentes découvertes sur la cytologie des Protozoaires nous ont montré que le noyau de ces organismes était loin de présenter des caractères morphologiques aussi fixes et de revêtir des formes aussi caractérisées que les noyanx des organismes supérieurs. On s'est, en effet, exagéré l'importance de certains de ces caractères, par l'étude exclusive des organismes supérienrs où le noyau se présente d'nne manière constante dans la cellule avec les caractères généraux qu'on lui connaît. Les travaux de R. HERTWIG [1]) de SCHAUDINN et de quelques autres auteurs ont établi que, dans plusieurs espèces de Protozoaires, le noyau entre en contact intime avec le cytoplasme et peut se mélanger plus ou moins avec ce dernier. Dans quelques espèces, on peut observer an début du développement un noyau typique, qui lors de la formation des spores internes se dissocie en grannles (système chromidial) qui se disséminent dans le cytoplasme et anx dépens desquels se reconstitueront les noyaux des spores. Inversement, d'autres espèces offrent à l'état végétatif un noyau diffus ou système chromidial qni se constitue seulement au moment de la reproduction en noyau typique. Nous avons enfin insisté tout dernièrement sur l'existence dans les Cyanophycées d'un noyau, à l'état de simple réseau chromatique, sans membrane. ni nucléole, qui se divise lors du partage cellulaire par un processus qui pourrait se rattacher à l'amitose, mais qui néanmoins offre quelque analogie avec la mitose.

[1]) Voir F. MESNIL, Chromidies et questions connexes. Bull. de l'Institut PASTEUR et GUILLIERMOND (44).

Toutefois il semble que l'on ait exagéré dans ces derniers temps la fréquence des noyaux à l'état de systéme chromidial: la question du système[1]) chromidial est encore confuse et prête à de fausses interprétations. En somme, comme l'a formulé Schaudinn et comme c'est également notre avis, le noyau ne peut se définir actuellement que par ses caractéres morphologiques. On ne peut attribuer qu'une importance très relative aux caractères de coloration de la chromatine qui sont peu distincts de ceux des grains de sécrétion de nature variée et qui d'ailleurs peuvent subir de grandes modifications au cours de l'évolution cellulaire. Comme ont ne connaît pas de réaction spécifique du noyau, il faut de s'en tenir aux caractères morphologiques. Aussi, doit on se borner à considérer la théorie chromidiale des Bactéries comme une simple hypothèse; il n'est pas permis pour le moment de se prononcer définitivement.

Mais comment expliquer maintenant les résultats si contradictoires obtenus par différents auteurs et notamment par les cytologistes les plus autorisés tels que Bütschli (5), Schaudinn (18), Vejdovsky (35), A. Meyer (34), A. Fischer (2) qui s'appuyent cependant sur des recherches exécutées avec toutes les ressources de la technique moderne?

Tout d'abord, une cause d'erreur a été la présence fréquente dans les Bactéries des corpuscules métachromatiques interprétés par beaucoup d'auteurs comme des noyaux ou des granules chromatiques. Babes (20), Ernst (21) et un grand nombre d'observateurs en ont fait des noyaux rudimentaires. Bütschli (5) les a regardé comme grains de chromatine. Enfin nous avons montré, plus haut, que A. Meyer lui-même avait pris pour un noyau le corpuscule métachromatique souvent unique que l'on trouve au centre de la cellule du *B. asterosporus*. Nous avons trop insisté sur les caractéres distinctifs qui existent entre les corpuscules métachromatiques et la chromatine pour qu'il soit nécessaire d'y revenir ici.

Les noyaux décrits par Bushlaw Rayman et Karel Kruis (40) et par Mencl, dans son premier mémoire (35), semblent de même résulter de fausses interprétations: ces auteurs ont confondu les

[1]) Léger et Duboscq ont montré récemment, dans l'évolution nucléaire des Schizontes de l'*Aggregata eberthi*, que certains stades de l'évolution nucléaire pouvaient être pris à tort pour un système chromidial. (Léger: C. R. de l'Ac. des Sciences 1907.) Il semble d'autre part résulter des récentes recherches de Swellengrebel que beaucoup de grains de sécrétions, notamment les corpuscules métachromatiques ont pu être confondus avec des chromidies (Swellengrebel: C. R. de la Societé de Biologie de Paris 1908).

granules colorables qui sont l'origine des cloisons transversales avec des noyaux.

De toutes les observations favorables à l'existence d'un noyau ou d'un corps central, il ne reste guère que celles de VEJDOVSKY (35 et 36) de MENCL dans son second mémoire (38), de KUNSTLER et GINESTE (46), de SWELLENGREBEL (44) et enfin les observations de BÜTSCHLI (5). Comment expliquer les résultats de ces auteurs?

Une des principales raisons qui peuvent servir à expliquer ces divergences d'opinion est le fait que l'on a réuni sous le nom de Bactéries des genres peut être différents dont les uns semblent appartenir aux Cyanophycées et dont les autres pourraient se rapprocher des Champignons et des Protozoaires. Il est très possible, en effet, que les Bactériacées constituent un groupe très hétérogène. C'est ainsi que les Sulfobactéries et entre autres les *Beggiatoa*, dans lesquelles BÜTSCHLI (5) et quelques autres auteurs décrivent un corps central appartiennent vraisemblablement aux Cyanophycées avec lesquelles elles offrent de grandes ressemblances morphologiques. Dès lors rien d'étonnant à ce qu'on y trouve un corps central.

On ne peut rien dire pour le moment des observations de KUNSTLER et GINESTE (46) sur le *Sp. periplaneticum*, ces auteurs n'ayant pas encore publié leur mémoire définitif et leurs figures. Quant à MENCL (38), les espèces où il a observé un noyau se rapportent toutes au genre Cladothrix qui diffère assez notablement des Bacilles endosporés et peut par conséquent présenter une structure toute différente.

Restent donc les observations de VEJDOVSKY (35) et de SWELLENGREBEL (44). Le premier décrit un noyau dans le *Bacterium gammari* observé dans la cavité générale du *Gammarus zschokkei* et dans une Bactérie filamenteuse du tube digestif du *Bryodrilus Œhlersi*. Ces deux espèces ont des caractères confus et ne présentent pas de spores. On ne peut mettre en doute les observations de VEJDOVSKY (35 et 36), qui a observé un noyau typique, se divisant par mitose bien caractérisée. Nous avons examiné quelques unes des préparations que cet auteur a bien voulu nous envoyer: elles montraient un beau noyau, dont la présence est indiscutable. Mais les espèces étudiées par VEJDOVSKY (33) sont elles bien des Bactéries? Il est permis d'en douter. Le *Bact. gammari* offre de grandes similitudes cytologiques avec les Levures. Ne représente-t-ils pas plutôt un Champignon voisin des Levures et se multipliant par scissiparité comme les Schizosaccharomyces? C'est d'ailleurs l'objection qui a été faite à VEJDOVSKY par SCHAUDINN, au Congrès de Zoologie de Berne, après

examen de ses préparations. On a rencontré, en effet, des Levures dans le corps d'un grand nombre d'animaux.[1]) Metchnikoff a décrit notamment, dans les Daphnies, la *Monospora cuspidata*. Lindner et plus récemment Conte et Faucheron ont observé des Levures dans le corps adipenx de divers Coccides. Hartig en signale dans les Cochenilles et Schaudinn dans l'estomac dn Culex. Quant à l'espèce filamenteuse observée par Vejdovky dans le *Bryodrilus*, nous sommes à pen près certains, après l'examen attentif de ses préparations, qn'elle correspond à nne moisissnre. Nous n'avons tronvé en tous cas, dans cette espèce ancun des caractères des Bactéries.

Pour ce qui concerne le *Bacterium binucleatum* où Swellengrebel (44) décrit denx noyaux dans chaqne cellule, on pourrait pent être aussi faire les mêmes réserves. Il s'agit encore là d'une espèce mal déterminée, dans laquelle on ne connaît pas de sporulation. Peut être néanmoins serait ce une Bactérie beanconp plns évolnée où le noyan serait differencié.

An point de vne de la systématique et de la phylogenèse des Bactéries, nos observations n'apportent aucnn éclaircissement. La place des Bactéries dans la classification reste très incertaine. La majorité des Botanistes classent ces organismes parmi les Cyanophycées. Mais il fant convenir qne, si les Snlfobactéries présentent des analogies incontestables avec les Cyanophycées, il n'en n'est pas de même des Bacilles endosporées qni s'en écartent notablement par la présence des spores endogènes et l'existence de la conjngaison décrite par Schaudinn (18) ainsi qne par l'absence de corps central.

A la snite de ses recherches sur la sporulation, A. Meyer (34) a été conduit à considérer les Bacilles endosporés comme des Ascomycètes. Schaudinn (18) admet qu'ils représentent un groupe très dégénéré par suite de l'adaptation de la vie parasitaire, mais il hésite à les faire dériver des Flagellés ou à le rapprocher des Schizosaccharomycètes. Tontefois, on doit reconnaître qne l'absence d'nn noyau et snrtout la présence des cils dans les bacilles est une objection très sérieuse contre cette dernière opinion qui cependant trouve nn argument important dans la déconverte de la conjngaison du *B. Bütschlii*. En somme, nons pensons qn'il y a lieu pour le moment de considérer les Bactéries comme formant un gronpe provisoirement à part et probablement très hétérogène. La qnestion de la systématique des Bactéries ne pourra s'éclaircir que par l'étude cytologiqne d'un grand nombre d'espèces différentes.

[1]) Voir à ce sujet les récents mémoires de Lindner: Wochenschr. f. Brauerei Nr. 3 1907 et Berichten d. deutsch. Botan. Ges. T. XXV. 1907.

Conclusions.

En résumé, il ne paraît pas exister de véritable noyau dans les Bactéries endosporées que nous avons observées, ni le corps central ou réseau chromidial des Cyanophycées, ni même de filament spiralé décrit par SWELLENGREBEL dans certaines espèces.

Toutefois, on constate la présence dans la cytoplasme et d'une manière presque constante de nombrenses granulations distinctes des corpuscules métachromatiques et qui présentent vis à vis des colorants des propriétés assez analognes à celles de la chromatine' Lors de la sporulation enfin, l'ébauche de la spore se présente sous forme d'un gros granule, résultant vraisemblablement de la condensation d'une partie des granulations chromatiques du cytoplasme, et qui offre, en tous cas, l'aspect d'un noyau. Etant donné, d'une part, que l'existence d'un noyau a été constaté dans la plupart des orga nismes inférieurs et paraît nécessaire à la vie cellulaire, et d'autre part, que l'on a constaté dans divers Protozoaires des noyaux à organisation très inférieure et plus ou moins mélangé avec cytoplasme, il y a lieu de se demander si les granules chromatiques disséminés dans le cytoplasme des Bactéries ne représenteraient pas un noyau diffus ou système chromidial. La spore pourrait être considérée comme formée en majeure partie par de la chromatine, laquelle se condenserait dans le granule qui représente son ébauche. Toutefois comme le noyau ne peut être défini que morphologiquement et que l'on ne connaît ancun colorant spécifique de la chromatine, on ne saurait être trop prudent dans cette assimilation des granules des Bactéries à des grains de chromatine. Il n'est pas possible à l'heure actuelle de se prononcer définitivement et l'on ne peut considérer cette opinion que comme une simple hypothèse.

Appendice.

Pendant l'impression de cet article, deux nouvaux mémoires ont paru sur la question dn noyau des Bactéries, l'nn de A. MEYER, l'autre de DOBELL. A. MEYER continue à affirmer l'existence d'un véritable noyau; DOBELL, au contraire, arrive anx mêmes résultats que nous, dans un Bacille de grande dimension rappelant le *B. Bütschlii*; dans d'autres espèces cependant, il observe un filament spiralé analogue à celui qu'a décrit SWELLENGREBEL. (A. MEYER, Flora, 1908. DOBELL, Quart. Journ. of micr., 1908.)

Index bibliographique.

1) Guilliermond: La cytologie des Bactéries. Bulletin de l'Institut Pasteur T. IV No. 7 et 8, 1907.
2) Fischer, A.: Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Jena 1897. — Vorlesungen über Bakterien. Jena 1903.
3) Migula: Arb. a. d. Bakt. Inst. d. techn. Hochschule zu Karlsruhe 1894 T. I. — Flora 1898 T. LXXX. — System der Bakterien. Jena (Fischer) 1897. — Schizomycètes (dans Engler-Prantl: Natürliche Pflanzenf. I. Teil I. Abt.). Handbuch der technischen Mykologie. Lafar. Jena (Fischer) 1904 p. 57 à 71.
4) Massart: Recueil de l'Institut Botanique. Bruxelles 1902.
5) Bütschli: Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig 1890. — Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Leipzig 1895. — Verhandl. d. naturw. med. Vereins zu Heidelberg. N. F. T. VI 1898. Arch. f. Protistenk. 1902 T. I.
6) Zettnow: Centralbl. f. Bakt. 1891, T. X, p. 689.
7) Warlich: Bakteriologische Studien (Scripta Botanica). St. Pétersburg 1891 T. III. — Referat in Bot. Centralbl. 1892 T. XIV p. 122.
8) Frenzel: Biol. Centralbl. 1691. — Zeitschr. f. Hygiene 1892 T. XI.
9) Gotschlich: Kolle und Wassermann's Handbuch der pathogenen Mikroorganismen 1902.
10) Schewiakoff: Verhandl. d. naturhist. med. Vereins zu Heidelberg, 1893, T. V.
11) Mitrophanow: Journ. intern. d'anatomie, 1893, T. X.
12) Klebs: Allgemeine Patbologie, p. 469.
13) Hueppe: Die Formen der Bakterien. 1886.
14) Weigert: Schmidt's Jahrbücher, 1887.
15) Trambusti et Galeotti: Centralbl. f. Bakteriol. 1893, T. XI p. 717.
16) Feinberg: Centralbl. f. Bakteriol. Abt. I. 1900, T. XXVII.
17) Marx et Woithe: Centralbl. f. Bakteriol. Abt. I, 1900, T. XXVIII.
18) Schaudinn: Arch. f. Protistenk. 1902, T. I. — Ibid. 1903, T. II, p. 421—444.
19) Swellengrebel: Centralbl. f. Bakteriol. Abt. II, 1906, T. XVI. — C. R. de la Soc. de Biol. 1907, T. LXII. — Ann. de l'Inst. Pasteur. Juin—Juillet, 1907.
20) Hölling: Centr. f. bak. Abt. I, Bd. XLIV, p. 665.
21) Zettnow: Centralb. f. Bakt. Abt. I originale, Bd. XLIV, Heft 3.
22) Babès: Zeitschr. f. Hygiene, 1889, p. 428.
23) Ernst: Zeitschr. f. Hygiene, 1889, p. 428.
24) Ernst: Centralbl. f. Bakteriol. Abt. II 1902, T. VIII, No. 1.
25) Schotellius: Centralbl. f. Bakteriol. 1888, T. IV, p. 705.
26) Wager: Annals of Botany. 1891, T. V, p. 513.
27) Sjöbring: Centralbl. f. Bakteriol. Abt. I, T. XXIII.
28) Wagner: Centralbl. f. Bakteriol. 1892, T. XI, p. 65.
29) Ilkewicz: Centralbl. f. Bakteriol. 1894, p. 261.
30) Zirman: Centralbl. f. Bakteriol. 1898, T. XXIV.
31) Nakanishi: Centralbl. f. Bakteriol. Abt. I, 1901, T. XXX.
32) Protopoppof: Ann. de l'Inst. Pasteur, 1891, T. V, p. 332.
33) Rowland: Observation upon the structure of Bacteria.

34) Meyer, A.: Sitz.-Ber. der Ges. der gesamten Naturwissenschaften zu Marburg 1887. — Flora 1897 T. LXXXIV. — Erstes mikroskopisches Praktiknm. Jena 1898. — Flora 1899 T. LXXXVI.
35) Vejdovsky: Centralbl. f. Bacteriol. Abt. II, 1900, T. VI.
36) Vejdovsky: Centralbl. f. Bakteriol. Abt. II, 1904, T. XI.
37) Mencl: Centralbl. f. Bakteriol. Abt. II, 1904, T. XII, p. 559—574.
38) Mencl: Centralbl. f. Bakteriol. Abt. II, 1905, T. XV.
39) Mencl: Arch. f. Protistenk. 1907, T. VIII.
40) Bohuslaw Rayman et Karel Kruis: Bulletin international de l'Acad. des Sciences de Bohême, 1904.
41) Kunstler et Busquet: C. R. de l'Acad. des Sciences, 1897, T. CXXV.
42) Kunstler: C. R. de l'Acad. des Sciences, 1900, T. CXXX, p. 1416.
43) Kunstler et Gineste: C. R. de l'Association des Anatomistes. VIe session. Toulonse 1904. — C. R. de la Soc. de Biol. 1906, T. LXI. — C. R. de l'Acad. des Sciences 1906, T. CXLIII.
44) Swellengrebel: Centralbl. f. Bakteriol. Août 1907.
45) Guilliermond: Revue générale de Botaniqne, 1906.
46) Dangeard: Contribution à l'étude des Bactéries vertes. Le Botaniste 2e Serie, 1890.
47) Grimme: Centralbl. f. Bakteriol. Abt. I, 1903, T. XXVII.
48) Voir F. Mesnil: Chromidies et qnestions connexes. Bull. de l'Inst. Pastenr, 1905. et Guilliermond: Rev. de Botaniqne, 1907.

Explications des planches.

Toutes les figures ont été dessinées à l'aiide chambre claire de Zeiss avec l'objectif apochromatiqne de Zeiss et l'ocnlaire compensatenr 18.

Tontes les cellules représentées proviennent de cultures snr peptone gélosée, sauf celles qui portent une indication spéciale.

Planche II.

Bacillus radicosus (de 1 à 68).

Figures 1 à 18. Zenker, hématoxyline ferrique. Cellnles pendant les 8 premières henres dn développement. Formation des cloisons transversales an moyen de la sondnre de denx granules latéranx très colorables et ressemblant nn pen à des noyanx. La figure 18 représente nne cellule n'ayant pas été suffisamment décolorée.

Figures 19 à 28. Perenyi, hématoxyline ferriqne. Cellules après 12 heures de développement. Cytoplasme vacnolaire avec granules colorables.

Figures 29 à 32. Perenyi, hématoxyline ferriqne. (Après 24 heures). Cytoplasme alvéolaire avec grannles colorables.

Figures 33 à 52. Lenhossék, hématoxyline ferriqne (24 heures). 35, 41, 42, 44 à 49, formation de la spore sous forme d'un granule colorable à l'un des pôles de la cellule. 50 à 52 représentent des spores à la fin de leur développement; la spore est déjà enveloppée de sa membrane qui commence s'opposer à la coloration; elle est entourée en ontre d'une matière protoplasmiqne très colorée.

Figures 53 et 54. Zenker, hématoxyline ferrique (24 heures). Formation de la spore. Dans la figure 54, l'ébauche de la spore est entourée d'une zone hyaline.

Figures 55 à 58. Lenhossék, hématoxyline ferrique (24 heures). Spores adultes entourées d'une matière protoplasmique très colorée.

Figures 59 à 61. Zenker, hématoxyline ferrique. Cellules cultivées dans de un liquide peptonisé (8 jours).

Figures 62 à 68. Lenhossék, hématoxyline ferrique. Cellules cultivées sur Carotte. (12 heures.) Les membranes transversales sont très colorées. Au centre de chaque cellule, ont remarque une agglomération des granules colorables dans les mends d'un cytoplasme alvéolaire. Pendant le partage cellulaire, les granules se répartissent au centre des deux cellules filles.

Bacillus mycoides (de 69 à 100).

Figures 69 à 71. Lenhossék, hématoxyline ferrique. (8 heures.) Cellules surcolorées.

Figures 72 à 77. Lenhossék, hématoxyline ferrique. 12 heures.

Figures 78 à 80. Perenyi, hématoxyline ferrique. érythrosine. 12 heures.

Figures 81 à 83 et 95. Perenyi, hématoxyline ferrique. 24 heures.

Figures 72 à 87. Perenyi, hématoxyline ferrique. 12 heures.

Figures 88 à 100. Telleyesniczky, hématoxyline cuprique. 24 heures.

Planche III.

Bacillus mycoides (fig. de 1 à 60).

Figures 1 à 9, 30, 52 à 55 et 59. Perenyi, hématoxyline ferrique. Culture de 24 heures. Cellules à structure alvéolaire dans lesquelles apparaît l'ébauche de la spore.

Figures 10 à 25, 35, 40 à 44 et 48. Lenhossék, hématoxyline ferrique. 24 heures. Le cytoplasme est alvéolaire; l'ébauche de la spore apparaît sous forme d'un granule colorable, d'abord de forme irregulière, puis devenant sphérique ou ovale.

Figures 26 à 29, 32, 33, 36, 37, 38 à 51. Telleyesniczky, hématoxyline cuprique. 24 heures. Formation de la spore.

Figure 34. Zenker, hématoxyline ferrique. 24 heures.

Bacillus megatherium (fig. de 60 à 92).

Figures 60 à 64. Picroformol, hématoxyline ferrique. 24 heures. Cellules se préparant à sporuler et divers stades de la sporulation.

Figures 65 à 73. Fin de la sporulation.

Bacillus limosus (fig. 77 à 107).

Figures 77 à 85. Zenker, hématoxyline ferrique. 8 heures. Formation des cloisons transversales.

Figure 88. Lenhossék, hématoxyline ferrique. Culture sur carotte datant de 12 heures.

Figures 86, 87, 89 et 92. Lenhossék, hématoxyline ferrique. 12 heures.

Figures 95 à 107. Zenker, hématoxyline ferrique. 24 heures. Divers stades de la sporulation.

Bacillus alvei (fig. 109).

Figures 109. Zenker, hématoxyline ferrique. 8 heures. Cloisons transversales colorées dans des cellules venant de se partager.

Bacillus asterosporus (Fig. 108 à 110).

Figure 108 et 109. Zenker, hématoxyline ferrique. 8 heures. Deux cellules venant de se déviser, montrant leurs cloisons transversales nouvellement formées, fortement colorées.

Figure 110. Zenker, hématoxyline ferrique. 8 heures. Formation d'une cloison transversale au milieu de la cellule.

Planche IV.

Bacillus radicosus (fig. 1 à 44, de 53 à 56 et 66).

Figures 1 à 20. Perenyi, hématoxyline ferrique, érythrosine; cultures sur carotte. 12 heures. Granules chromatiques réunies au centre de chaque cellule. Dans les figures 4, 5, 10, 11, 12 à 14, 17, 21, 22, 23, 24 à 26, on voit le partage de la masse chromatiqne accompagnant la division cellulaire.

Figures 21 à 29. Zenker, hématoxyline ferrique, erythrosine, id.

Figures 30 et 31. Perenyi, hématoxyline ferrique, érythrosine; culture sur pomme de terre, datant de 8 heures. Les granules chromatiques ne sont pas encore rassemblés au centre des cellules.

Figures 32 à 34. Perenyi, hématoxyline ferrique, érythrosine; culture sur de pomme de terre, datant de 12 heures.

Figure 35. Lenhossék, hémalun; culture sur carotte, 12 heures. Au centre, les granules chromatiques, aux pôles quelques corpuscules métachromatiques.

Figure 36. Telleysniczky, Giemsa. Carotte. 12 heures.

Figures 37 à 43. Perenyi, Giemsa. 24 heures. Dans la figure 38, les granules chromatiqnes forment au milieu de la cellule une sorte de filament axial. Les fig. 41 à 43, montrent la formation des spores.

Figure 44. Picroformol hémalun. 12 heures. Formation des spores. L'éhanche de la spore cet entouré d'une zone hyaline.

Figures 53 à 56, 66 et 68. Alcool, bleu de méthylène, culture sur houillon de peptone liquide agée de 8 jonrs.

Bacillus mycoides (fig. de 45 à 52).

Figures 45 à 47. Lenhossék, safranine. 24 heures. La figure 47 montre la formation des spores.

Figures 48 à 51. Lenhossék, bleu de méthylène. 24 heures. Formation des spores; quelqnes nnes des éhauches des spores sont entourées d'une zone hyaline.

Bacillus alvei (fig. de 58 à 66 et 69 à 72).

Figures 58 à 65. Lenhossék, bleu de méthylène; cultures de 2 jours. Les cellules montrent des corpuscules métachromatiqnes, anx pôles et au centre.

Figures 67 et 69. Lenhossék, bleu de méthylène; cnltures de 3 jours.

Figure 70. Lenhossék, bleu de méthylène; cultures de 5 jours. Les corpuscules métachromatiques sont très nombrenx et leur dimension dépasse souvent le calibre du Bacille ce qui donne à ce dernier un aspect mouiliforme.

Figures 71 à 72. Perenyi, bleu de méthylène; cultures sur carotte, 3 jours. Divers stades de la formation des spores. Les corpuscules métachromatiques ne se différencient pas après les fixations au Perenyi.

Figure 75. Lenhossék, bleu de méthylène; cultures de 3 jours. Les spores sont formées et les cellules renferment en dehors des spores quelques corpuscules métachromatiques qui finissent par disparaître, sans doute absorbés par les spores.

Bacillus asterosporus (fig. 69, 74 et 75).

Figure 74. Leuhossék, bleu de méthylène; culture de 12 jours. Chaque cellule renferme au centre nu seul corpuscule métachromatique donnant l'impression d'un noyau.

Figure 69. Leuhossék, bleu de méthylène; cultures de 3 jours. Les corpuscules métachromatiques sont plus gros et plus nombreux. L'une des cellules renferme une spore.

Figure 75. Leuhossék, bleu de méthylène; 8 jours. Les bâtonnets ont formé leur spore; ils renferment chacun un corpuscule métachromatique en dehors de la spore.

Spirillum volutans.

Figure 76. Leuhossék, bleu de méthylène; cellules de 24 heures.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

L'évolution schizogonique de l'Aggregata (Eucoccidium) eberthi (LABBÉ).

Par

L. Léger et O. Duboscq.

(Avec planche V—VII et 9 figures dans le texte.)

Table des Matières.

page

I. Historique 45
II. Matériel et méthodes de recherche. Technique 49
Infections artificielles et naturelles 49
Histologie des tissus infestés 53
III. Evolution schizogonique de l'Aggregata eberthi chez les Portunus . . 57
Le sporocyste et le sporozoïte 57
Migration du sporozoïte et croissance de la Grégarine 59
Le cytoplasme pendant la croissance 61
Le noyau pendant la croissance et la première mitose 64
IV. L'évolution nucléaire du schizonte comparée à celle du sporonte et sa signification 71
V. La multiplication des noyaux et la formation des schizozoïtes 82
Historique 82
Multiplication des noyaux 83
Formation des schizozoïtes 86
Les deux sortes de schizontes. Les Grégarines à membrane mince 89
VI. Evolution abortive des Aggregata de la Seiche chez certains Portunus et autres Crustacés décapodes 90
VII. Considérations générales sur le genre Aggregata 98
A. Les Aggregata et les Grégarines intestinales des Crustacés . . 98
B. Aggregata, Schizogrégarines et Plasmodium de la Malaria . . 100
Index bibliographique 103
Explication des Planches 106

I. Historique.

Les Grégarines des Crustacés sont les Grégarines les plus anciennement connues pnisqu'il est certain qne Cavolini (1787) et Rudolphi (1819) les observèrent.[1]) Diesing (1851) les signale parmi les *Gregarina* dans son Systema Helminthum. Mais c'est seulement E. van Beneden (1869—1871) qui, le premier, fit une étude approfondie d'nne Grégarine de Crustacé, la *Porospora* (*Gregarina*) *gigantea* qn'il avait déconverte dans le Homard. Chacun sait que cette belle Grégarine fut longtemps le type classiqne dn groupe, même après que Schneider eût montré que ses spores n'avaient pas la structure commune et manquaient d'enveloppe résistante.

Frenzel (1885 a) retrouva les Grégarines signalées dans les Crustacés par les anciens antenrs et fit connaître un certain nombre d'espèces nouvelles. D'abord, dans le *Portunus arcuatus* [Leach] existerait une Monocystidée, *Gregarina* (sic) *Portuni*. Chez d'autres Malacostracés se rencontrent des Dicystidées qu'il appelle encore *Gregarina*. Ainsi *Gregarina conformis* [Dies.] — la Grégarine vue par Cavolini — chez *Pachygrapsus marmoratus* F.; *G. dromiæ* [Frenz.] chez *Dromia dromia* [Olivi]; *Gr. niceæ* [Frenz.] chez *Hyale pontica* [Rathke]; *G. caprellæ* [Frenz.] chez une *Caprella*; *Gr. clausi* [Frenz.] ehez *Phronima* et *Phronimella*. La plupart de ces Dicystidées se montraient dans l'intestin soit isolées, soit conjuguées et lenr enkystement ne pnt être suivi, sauf chez *Gr. clausii* où il serait solitaire. Cependant, chez *Portunus arcuatus*, à côté de la Monocystidée, Frenzel observa une Dicystidée qni lui parut très particulière. Les sporadins associés en file de 3 à 4 individus s'enkystaient tons ensemble. Or, dans l'intestin[2]) des *Portunus* contenant ces sporadins, il tronvait simultanément des kystes mûrs, remplis de nombrenx germes falciformes groupés autonr de reliquats et sans enveloppe sporale. Frenzel n'hésita pas à considérer ces kystes à sporozoïtes nus comme nn stade avancé des kystes des sporadins intestinanx

[1]) La courte description et les images que Redi (De animalculis vivis qui in Corporibus Animalium vivorum reperiuntur, observatioues; Amstelodami 1708) douue des vers du *Cancer pagurus* ue peuveut s'appliquer aux Grégariues des Crustacés, dont la découverte revieut à Cavolini, quoiqu'en aient peusé Diesing (1851) et Labbé (1899).

[2]) Frenzel ue précise pas du tout la situatiou des kystes dans la paroi iutestiuale Il a dû croire cependant que ces kystes étaient coutenus dans l'épithélium, pnisqu'il suppose qu'ils peuveut être expulsés avec la mue.

et, pour ces Grégariues aiusi comprises, qu'il retrouvait aussi chez *Carcinus maenas*, il créa le genre *Aggregata* qu'il définit:

Grégarines conjuguées en file et enkystées à plus de deux individus. Germes falciformes naissant directemeut dans le kyste sans formation de spores.

Sur le développemeut des sporozoïtes nus et sur l'iufection des *Portunus*, Frenzel n'apporta que des hypothèses. Mais elles sont à citer textuellement: „Ou bien, dit-il les germes falciformes deviennent libres à l'intérieur de l'intestin du premier hôte et émigrent au dehors pour se développer à un autre endroit, ou bien — et ceci me paraît plus acceptable — les kystes eux-mêmes sont rejetés au moment de la mue de l'intestiu et poursuiveut ailleurs leur développement. Où cela se passe-t-il, où cela peut-il se passer, on ne le sait pas du tout, mais ou peut eucore présumer que le développemeut ultérieur a lieu dans les animaux auxquels les Portunus serveut de nourriture, ainsi peut-être dans les Céphalopodes."

Dans ses *Sporozoa* du Tierreich, Labbé (1899) accepta le genre *Aggregata* de Frenzel tel qu'il était défini. Mais, remarquant sans doute que l'enkystement à plus de deux individus n'est pas un caractère générique puisqu'ou le retrouve un peu partout chez les Grégariues, il lui sembla que la plupart des *Gregarina* vues par Frenzel chez les autres Crustacés devaieut rentrer dans le geure *Aggregata*. Et comme les kystes des *Aggregata* paraissaieut se rapprocher des kystes de la *Porospora* du Homard, il réunit les deux familles des *Aggregatidæ* et des *Porosporidæ* dans la Tribu des Gymuosporées, créée par l'un de uous (1892) pour la seule *Porospora gigantea*. Ainsi, par le caractère de leur sporulation, les Grégarines des Crustacés (Gymnosporées) se trouvaient opposées à toutes les autres Grégarines (Angiosporées).

Cette conception des *Aggregata* fut d'abord admise par les auteurs qui suivirent, c'est à dire par nous et par G. Smith.

L'un de nous (1901) décrivit daus *Pinnotheres pisum* [Pennant] des Grégariues intestinales, isolées ou réunies par couples, et des kystes cœlomiques à sporozoïtes disposés radiairemeut autour des reliquats et rappelaut les kystes des *Plasmodium* de la Malaria. Mais ils étaieut également comparables aux gymuospores de la *Porospora* du Homard. Il u'y avait douc pas lieu d'écarter l'interprétatiou de Frenzel et Grégarines intestiuales et kystes cœlomiques du Piunothère furent attribués à une même *Aggregata cœlomica* [Léger]. Uu peu plus tard (1903) nous admettons encore les mêmes relations

entre les Grégarines intestinales et les kystes cœlomiques de l'*Aggregata vagans* [Lég. et Dub.] des Pagures (*Eupagurus Prideauxi* et *sculptimanus*).

Enfin, G. Smith (1905) se range, comme nous, à la conception de Frenzel en décrivant *Aggregata inachi* [G. Smith] et bien qu'il n'ait pas observé chez les *Inachus* (*I. dorsettensis* et *I. scorpio*) de formes intestinales, et qu'il souligne l'absence de conjugaison, il écrit cependant: „Il ne paraît pas douteux que les observateurs aient raison d'associer les Grégarines dicystidées trouvées dans l'intestin des Crustacés avec les kystes cœlomiques situés à la surface externe de l'intestin dans la cavité du corps."

C'est alors que nous (1906 a) avons montré qu'on avait fait fausse route. Les kystes cœlomiques d'*Aggregata* n'ont rien à voir avec les Grégarines qu'on trouve dans l'intestin des Crustacés, mais représentent l'évolution schizogonique de ces soi-disant Coccidies des Céphalopodes, qui, successivement, reçurent tant de noms.

Sans insister sur ce côté de la bibliographie des *Aggregata* exposé d'abord par Labbé (1897) et par Siedlecki (1898 b), puis, pour la bibliographie moderne, dans les traités récents (voir en particulier Lühe (1903) et Minchin (1903)), nous rappellerons que c'est Lieberkühn qui le premier (1854—1855) vit, dans la Seiche, une psorospermie. Schneider (1875 a) en découvrit une autre, très voisine, chez le Poulpe, et l'appela *Benedenia octopiana*. Il retrouva ensuite (1883) dans la Seiche, la Coccidie signalée par Lieberkühn et par Eberth (1862). Bien que celle-ci n'eût que 3 sporozoïtes par sporocyste, tandis que celle du Poulpe en avait de 8 à 15, il considéra l'une et l'autre comme appartenant à une seule espèce. Et comme ces Coccidies des Céphalopodes ressemblaient beaucoup aux Coccidies des *Helix*, pour lesquelles il avait créé le genre *Klossia* (1875 a), il abandonna le nom de *Benedenia* qu'il avait proposé, et appela *Klossia octopiana* les Coccidies de la Seiche et du Poulpe.

Mingazzini au contraire (1892 a et b) retrouvant dans la Seiche et le Poulpe la même Coccidie conserva le nom de *Benedenia*.

Labbé (1896) dans ses recherches d'ensemble sur les Coccidies consacre de longues pages à la description de la Coccidie de la Seiche. Il la distingue avec raison de celle du Poulpe, et propose pour elle le nom de *Klossia eberthi*.

Siedlecki (1898) ne voulant pas „se montrer plus rigoriste que Schneider" revient au contraire au nom de *Klossia octopiana* dans son „Etude de la Coccidie de la Seiche". Mais justement, le travail de Siedlecki était à peine terminé que Laveran (1898) décrivait

pour la *Klossia* de l'*Helix* une évolution toute différente de celle de la *Klossia* des Céphalopodes en montrant que *Klossia helicina* évolue sexuellement comme une *Adelea* et non comme un *Coccidium*. Force était donc de distinguer par des noms génériques les Sporozoaires des Céphalopodes et des Gastéropodes, et Siedlecki lui-même, dans une note additionnelle à son travail, propose de revenir au nom de *Benedenia octopiana*.

Ce n'était pas pour longtemps. R. Blanchard (1900) fit bientôt remarquer que Diesing (1858) avait déjà donné à un Trématode le nom de *Benedenia* et proposa pour nos parasites le nom générique de *Légeria*.

Mais le nom de *Légeria*, étant déjà donné par Labbé à une Grégarine, ne pouvait être accepté pour les Coccidies des Céphalopodes, ainsi que le montrèrent successivement Lühe (1902) et Jacquemet (1903). Lühe proposait de le remplacer par *Eucoccidium*, tandis que Jacquemet, ignorant l'article de Lühe, transformait le nom de *Légeria* en *Légerina*.

Son état civil ainsi remanié, la Coccidie de la Seiche devait s'appeler *Eucoccidium eberthi*.

Alors parut la note de Th. Moroff (1906 a) annonçant que cet *Eucoccidium* était une Grégarine. La fécondation n'existe pas là où la place Siedlecki. Les microgamètes fécondent directement les sporoblastes, et chaque sporocyste représente comme chez les Grégarines la transformation et l'évolution première d'une copula.

Ce nom d'*Eucoccidium*, bien mal choisi pour une Grégarine, eût dû néanmoins être conservé, si nous n'avions montré que ces Coccidies des Céphalopodes représentent seulement l'évolution finale des Grégarines cœlomiques gymnosporées des Crustacés, désignées depuis Frenzel sous le nom d'*Aggregata*. *Eucoccidium eberthi* [Labbé] effectue sa sporogonie dans la Seiche et sa schizogonie dans les *Portunus*. C'est une Grégarine à migrations, qui doit s'appeler *Aggregata eberthi* [Labbé].

Nous avons annoncé brièvement dans plusieurs notes (1906 a et b, 1907 a), l'évolution schizogonique de ce Sporozoaire hétéroïque. Nous la décrirons aujourd'hui en détail sans toucher à la sporogonie que notre ami Th. Moroff [1]) a récemment étudiée.

[1]) Voir le Post-Scriptum.

II. Matériel et Méthodes de Recherche.

Infections artificielles et naturelles.

Persnadés à la suite de nos recherches sur diverses *Aggregata* que les kystes cœlomiques de ces parasites ne représentaient qu'une schizogonie et que le cycle évolntif admis jnsqu'ici pour ces organismes était contestable ou incomplet, nous entreprîmes de rechercher la sporogonie ailleurs que dans les Crustacés, chez lesquels on n'observe jamais de spores résistantes. Il était naturel de s'adresser aux Céphalopodes, animaux grands mangeurs de Crustacés et infestés eux-mêmes de parasites analogues. Car, qui connait *Aggregata* et *Eucoccidium* doit être frappé par la ressemblance de leurs stades de croissance et de multiplication nncléaire; et, l'on est vite convaincu de l'identité des deux genres si l'on remarqne qne chez les Crustacés le Sporozoaire est purement schizogonique, tandis que chez les Céphalopodes il est exclnsivement sporogonique. Restait à fournir la démonstration expérimentale d'nne hypothèse déjà fortement appuyée par le raisonnement.

Nos premiers essais furent pen encourageants. Nous avons d'abord tenté de provoquer in vitro la déhiscence des spores d'*Eucoccidium* dans le suc gastrique de divers Crustacés décapodes, et toujours sans résultat. Nons avions beau changer les conditions de l'expérience, avoir recours aux Crustacés les plus variés, aucun sporozoïte ne se montrait en liberté. Nous reprîmes alors le problème à rebonrs et nous tentâmes, tonjours in vitro, de provoquer la déhisceuce des kystes d'*Aggregata* dans le snc gastriqne des Céphalopodes. L'enveloppe n'était même pas digérée et nous ne pouvions que suivre au microscope la dégénérescence des sporozoïtes. Cependant nous observions par cette même expérience, que les sporocystes d'*Eucoccidium* ne s'onvraient pas dans le snc gastriqne du Céphalopode, malgré ce qu'avait pn en dire Siedlecki (1898 b). Nous avons noté la chose bien souvent, car les Seiches on les Poulpes sont des animaux souvent infestés par les *Aggregata* à un point tel qu'il est difficile de recueillir du suc gastriqne privé de spores, soit qu'elles s'y mêlent artificiellement à la suite de l'incision de l'estomac, soit qn'elles y aient été amenées par le processus naturel décrit par Siedlecki.

Ces premières tentatives, bien qu'infructueuses, ne ponvaient nous décourager. Les expériences de déhiscence in vitro sont loin de réussir toujours et nous avons raconté ailleurs (1902 b) comment chez

les Grillons, il est nécessaire, pour faire ouvrir les sporocystes du *Diplocystis*, de les mélanger à la nourriture et d'attendre les résultats d'une digestion naturelle. Et puis, les sporocystes d'*Eucoccidium* que nous utilisions étaient ils mûrs? Et surtout ne fallait-il pas le suc gastrique d'un animal bien déterminé? Les *Plasmodium* de la Malaria n'évoluent pas dans tous les Moustiques. Nous savions aussi que les espéces d'*Aggregata* et d'*Eucoccidium* sont nombreuses et que si elles peuvent se donner rendez-vous dans un même Céphalopode, chacune d'elles est peut-être attachée à un Crustacé différent. Ces réflexions nous amenèrent à dresser un programme d'expériences plus précis.

D'abord, prendre un *Eucoccidium* bien défini, tel que l'*Eucoccidium eberthi* de *Sepia officinalis*, et faire avaler ses sporocystes à tous les Crustacés qui vivent aux mêmes endroits que ce Céphalopode bon nageur; donc, avant tout, aux *Portunus* qu'on rencontre dans les mêmes régions que les Seiches et qui peuvent être pélagiques.

Le succés ne se fit pas attendre. Les *Portunus* qui avaient mangé les estomacs de Seiche infestés montraient au bout de 15 heures leur intestin rempli de spores ouvertes et de sporozoïtes en liberté. L'expérience réussit aussi bien avec des *Inachus* et des *Stenorhynchus*, ainsi que nous l'avons rapporté dans notre première note (1906 a); la suite des recherches devait toutefois nous montrer que les *Portunus* restaient le matériel de choix pour le développement de l'*Aggregata eberthi* et que dans les autres genres de Crustacés et même dans certains *Portunus* (*P. puber*), si les sporocystes s'ouvraient toujours, les sporozoïtes ne pouvaient poursuivre loin leur développement.

Notre technique se trouvait ainsi précisée. Veut-on étudier seulement le sporocyste d'*Aggregata eberthi* et son contenu, on peut faire avaler les kystes provenant de la Seiche par un Crustacé Décapode quelconque (*Carcinus*, *Cancer*, *Portunus*, *Inachus*, *Stenorhynchus*, *Homarus*, *Pagurus*, *Eupagurus*). Rien n'est plus facile. Ces animaux sont tous très voraces pour peu qu'ils soient affamés; à peine leur a-t-on jeté un fragment d'estomac de Seiche parasité qu'ils s'en repaissent. Il suffit alors de disséquer l'animal une heure et demie au moins et 36 heures au plus aprés l'ingestion pour trouver les sporocystes ouverts avec un grand nombre de sporozoïtes en liberté. Le minimum d'une heure et demie n'est exact que pour les Crabes affamés. Si leur intestin se trouve chargé d'aliments au moment de l'expérience, la digestion se fait moins vite et les kystes restent quelques heures dans l'estomac où les sporocystes ne s'ouvrent

pas. D'autre part, il n'est pas bon d'attendre plus de 24 heures, car au bout de ce temps une grande partie des résidus de la digestion sont rejetés au dehors et, avec eux, de nombreuses coques vides, ainsi que quelques sporozoïtes sortis sans doute trop tardivement des sporocystes.

Quand on étudie les sporozoïtes vivants, il faut éviter de mêler de l'eau de mer au suc intestinal. Si l'addition d'une très petite goutte d'eau salée paraît les exciter et provoquer leurs mouvements, l'addition d'une quantité notable les immobilise et les tue. Pour n'avoir pas fait ces remarques assez tôt, nous avons annoncé dans notre première note que les sporozoïtes d'*Aggregata eberthi* ne montraient aucune mobilité dans l'intestin du *Portunus*, ce qui est inexact.

Les frottis fixés au sublimé-alcool et colorés à l'hématoxyline au fer et à l'éosine-orange donnent de bonnes images des spores et des sporozoïtes.

La suite du développement d'*Aggregata eberthi* ne peut être étudiée complètement que dans les *Portunus* et par la méthode des coupes. (À Cette, nous infestions des *Portunus depurator* [Leach]; à Roscoff, des *Portunus arcuatus* [Leach]). L'examen sur le vivant donne cependant quelques renseignements sur la forme des parasites, et sur quelques inclusions cytoplasmiques. La coloration par l'iode met en relief le paramylon.

Après divers essais de fixation et de coloration, nous n'avons retenu que deux méthodes pour les coupes. L'intestin moyen du *Portunus* infesté étant fendu sur la ligne médiane avant fixation, est plongé pendant 24 heures soit dans le liquide de Flemming fort, soit dans le liquide de Bouin. Après le Flemming, nous colorons à l'hématoxyline au fer; après le Bouin, par la méthode de Mann (bleu de méthyle — éosine). Ces deux méthodes fournissent des résultats différents et se complètent en se contrôlant.

Voici maintenant quelques précisions relatives à la durée de l'infection. Pendant les 10 premiers jours, la jeune Grégarine augmente de volume en changeant de forme, mais sans accroître sa longueur. On n'a donc guère de stades supérieurs à 15 ou 18 μ durant cette première période. Puis l'accroissement progresse assez vite et peut être terminé au bout de 30 jours. Alors s'effectue la première mitose, et dès qu'elle est apparue, l'évolution se précipite et s'achève en une dizaine de jours. Ce chiffre de 40 jours est un minimum et s'applique seulement à l'évolution schizogonique de petites Grégarines à membrane épaisse — qui représentent peut-

être les individus mâles. Les grandes Grégarines à membrane mince — peut-être Grégarines femelles — ont à peine terminé leur accroissement au 40e jour et la formation des schizozoïtes demande au moins 2 mois. Si l'interprétation de Grégarines mâle et femelle était exacte, ce que nous ne voulons aucunement affirmer, nous voyons qu'il y aurait protérandrie dans la schizogonie. Tout porte à croire qu'il en est de même dans la sporogonie (rassemblement des microgamètes autour du macrogamétocyte). Mais il faut remarquer que la durée du développement n'est pas rigoureusement constante et que sans doute, les conditions de nutrition doivent jouer un rôle pour la modifier. D'abord les chiffres que nous donnons s'appliquent à des animaux infestés en captivité pendant la belle saison, de mai à octobre, et toujours bien nourris. En hiver, les crabes se nourrissant mal, l'évolution est retardée et peut durer plus de trois mois. Assez souvent même, les Grégarines dégénèrent, de sorte que, pendant la mauvaise saison, la moitié des *Portunus* au moins ont une certaine immunité contre les *Aggregata eberthi*, tandis qu'en été l'infection réussit neuf fois sur dix.

Il est assez remarquable que les *Portunus* continuent de se bien porter malgré de très fortes infections expérimentales. Cependant, nous n'avons jamais rencontré dans la nature d'infestations comparables à celles qu'on obtient artificiellement et on pourrait l'expliquer par la mort rapide des individus atteints de grégarinose intense. Mais pour nous, cette rareté des parasites dans la nature relève d'un mode différent d'infection, car c'est surtout en mangeant des excréments de Seiche que les *Portunus* doivent prendre le parasite. Siedlecki (1898 b) écrit en effet: „Dans le voisinage de la couche épithéliale (de l'intestin de la Seiche) on peut apercevoir des groupes de sporocystes qui semblent chercher à s'insinuer (!) entre les cellules épithéliales. Dès qu'un espace libre se forme entre elles, les sporocystes probablement par suite de la pression du liquide qui les entoure, se placent entre les éléments épithéliaux. Une rupture de la couche, souvent produite par une dégénérescence des cellules, permet aux sporocystes d'arriver dans la lumière de l'intestin." La même observation avait été faite par Mingazzini (1892 b) et elle explique le rejet des spores à l'extérieur et par là même l'infection naturelle des *Portunus* qui ingèrent des excréments de Céphalopodes.

Dans certains cas, cependant, les *Portunus* doivent s'infester intensément en mangeant des estomacs de Seiche farcis de kystes. Le gardien du laboratoire de Roscoff, Marty, qui connaissait si bien les mœurs des animaux marins, nous a affirmé qu'aux environs de

l'île de Ré, quand les marsouins circulent nombreux, on est sûr de voir flotter à la surface de la mer un grand nombre de Seiches décapitées que les pêcheurs s'empressent de recueillir. Il est bien connu que certains Cétacés font la chasse aux Céphalopodes et nous avons de bonnes raisons de croire au récit de Marty qui ne racontait rien à la légère. Si les marsouins ne mangent que la tête des Seiches, sans doute par dégout du noir, les restes flottants de leur repas doivent attirer les Portunus qui, très friands de la chair de Céphalopode, peuvent ainsi absorber des estomacs et intestins bourrés de kystes d'*Aggregata*, comme dans nos infections artificielles. D'aillenrs, les pêcheurs eux-mêmes contribuent aussi à l'infestatiou des Crabes lorsqu'ils jettent à la mer, comme déchets, les viscères des Seiches ou des Poulpes qui leur servent d'amorces. En certains points des côtes méditerranéennes, ce mode de propagation est certainement très actif.

Histologie des tissus infestés.

Avant d'étudier l'évolntion schizogonique de l'*Aggregata eberthi*, il n'est pas inutile de décrire rapidement le milieu où se développe ce parasite, c'est à dire l'intestin moyen dn *Portunus*.

L'anatomie de l'intestin moyen des Crustacés décapodes est aujourd'hui bien précisée depuis les recherches de Costes (1890), Cuénot (1893), Vaullegeard (1895), Wallengren (1901) et nous-mêmes (1902) et l'on sait que, sauf quelques cas particuliers, (*Astacus*, *Paguristes*, *Palinurus*) cet intestin moyen est toujours, indépendamment des cœcums hépatiques, formé d'une portion tubulaire de longueur notable dont la limite postérieure est marquée par le cœcum impair. Par conséqnent, chez les Brachyures, il est presqne aussi long que le rectum; ainsi il mesure plus d'un centimètre chez un *Portunus depurator* de taille moyenne.

La structure histologique est moins bien connue. Bieu qne nous possédions par les travaux de Frenzel (1885 b) de Cuénot (1893) et de E. de Rouville (1900) de bons renseignements sur l'intestin moyen des Décapodes, qnelques détails qui ne sont pas sans importance paraissent avoir échappé à ces observateurs.

La cavité intestinale est occupée par des débris cellulaires nombreux, formant là nn véritable „corps janne“ qui doit être une réserve de ferments comme la tige cristalline des Lamellibranches. Ce corps jaune a pour origine ces mues partielles que nous avons déjà signalées (1902) et dans lesqnelles des lambeanx d'épithélium

en dégénérescence se plissent et se détachent en laissant parfois la basale à nu. Sans doute celle-ci suffit alors à protéger les tissus sous-jacents dn contact des sucs digestifs et des matières alimentaires, car normalement elle ne parait pas présenter de perforations. Nous avons cependant observé qu'à certaines époques elle dégénère. On la voit se gonfler et en se désagrégeant émettre des sphérules (s. fig. 1 texte) qui tombent dans le tissu lymphoïde sous-jacent. A de tels moments, les sporozoïtes doivent gagner bien facilement le tissu conjonctif périintestinal. Rappelons d'ailleurs que malgré sa structure dense, la basale est de nature conjonctive et non chitineuse et qu'elle n'est peut-être jamais capable d'arrêter un organisme actif, comme un sporozoïte de Grégarine.

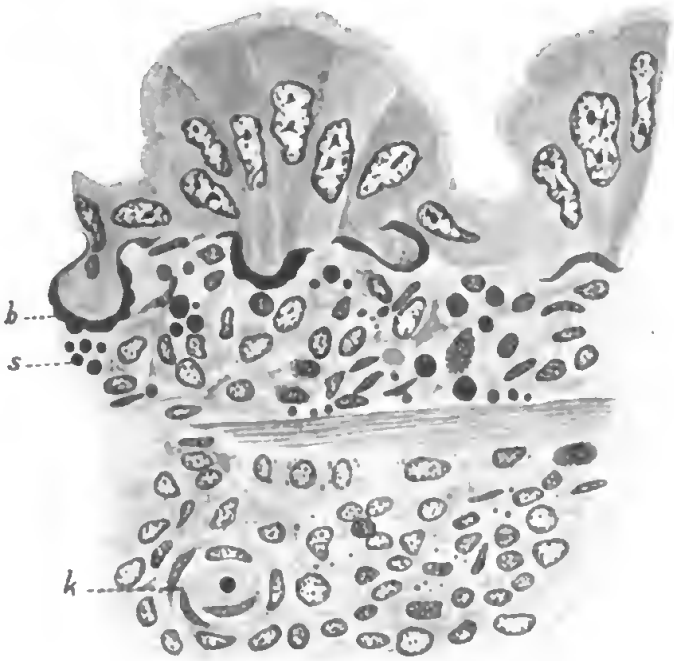


Fig. 1.

Fragment de coupe de l'intestin moyen de *Portunus depurator* (Leach) au moment de la dégénérescence de la basale. × 850.

b basale; *s* sphérules de dissolution de la basale; *k* début de kyste phagocytaire.

Nous n'insisterons pas sur l'épithélium lui-même. Ses cellules adultes sont de hauteur variable, avec plateau en brosse, kittleisten, etc. Çà et là, sur la basale, incluses dans le pied des grandes cellules, se rencontrent les petites cellules de remplacement.

Frenzel a décrit longuement le tissu conjonctif périintestinal de l'intestin des Décapodes, mais il n'a eu en vue que le tissu massif

qui entoure l'intestin postérieur. Or, dans l'intestin moyen des Crustacés, nous retrouvons ce que l'un de nous (1899) a décrit chez les Chilopodes: un sinus périintestinal dans lequel il faut distinguer la paroi splanchnique appliquée contre l'intestin et la paroi plus extérieure ou paroi somatique. Ces deux parois constituent deux

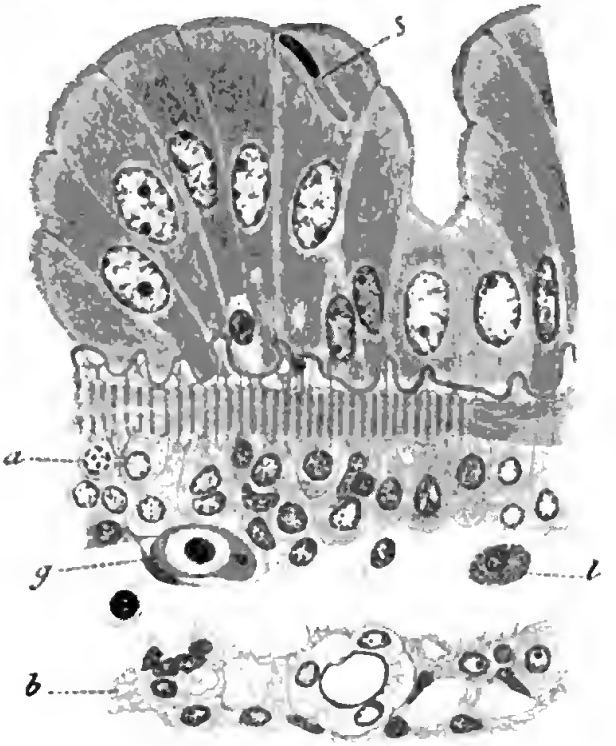


Fig. 2.

Portion d'une coupe transversale de l'intestin moyen de *Portunus arcuatus* (Leach). × 950. *a* paroi splanchnique; *b* paroi somatique du sinus périintestinal; *l* amœbocyte à granulations acidophiles dans la cavité du sinus; *s* sporozoïte pénétré récemment dans l'épithélium; *g* jeune Grégarine.

manchons séparés l'un de l'autre par la cavité sinusaire, et qui, au niveau de l'estomac comme au niveau du rectum, s'unissent et se confondent. C'est dire qu'en ces régions la cavité cesse d'exister et que le sinus périintestinal est limité strictement à l'intestin moyen. Cette cavité est très irrégulière, rétrécie par la saillie de certains éléments, obturée même et divisée çà et là par des tractus de cellules conjonctives, reliant les deux parois. Quoiqu'il en soit, elle est très apparente, et contient toujours des globules sanguins (*l* fig. 2 texte).

La paroi splanchnique est facile à limiter (*a* fig. 2 texte). Sous l'épithélium, nous trouvons la couche de muscles circulaires

reliés à la basale par un réseau conjonctif lamelleux qui semble le prolongement des membranes z, tandis que la lumière du sinus est bordée par une sorte d'épithélium irrégulier à cellules souvent piriformes, tassées parfois en plusieurs couches. La paroi splanchnique se trouve ainsi constituée par un endothélium et une couche musculaire. Nous ne considérons pas cependant les deux couches comme distinctes.

Les fibres musculaires se développent dans le syncytium basal de l'endothélium sans avoir de noyaux propres. Çà et là sous la basale on rencontre quelques noyaux qui, pour nous, dépendent du réseau conjonctif. En somme, c'est la structure de la paroi des gros vaisseaux des Arthropodes (voir à ce sujet Bergh. 1902).

La paroi somatique (b fig. 2 texte) a une autre structure. Elle est lacuneuse, étant composée principalement d'un tissu réticulé où se développent des fibres musculaires longitudinales (tissu fibrillaire de Frenzel). Elle se comporte comme un péritoine et enveloppe les vaisseaux et capillaires et les nerfs. Par endroits, surtout au voisinage du rectum, les lacunes disparaissent et le tissu fibrillaire est remplacé par le „tissu cellulo-fibreux“ à grosses cellules claires. En se rapprochant de l'estomac comme au niveau du rectum, on rencontre parmi le tissu réticulé des amas de cellules denses souvent syncytiales qui représentent un tissu formateur de globules sanguins. Cuénot (1893) a d'ailleurs signalé depuis longtemps le tissu globuligène de la paroi stomacale. Nous ne serions pas surpris qu'il faille attribuer le même rôle à beaucoup de points des parois du sinus, pour peu surtout qu'il s'y manifeste un état inflammatoire. Or, justement, les *Aggregata* sont capables de produire cette réaction inflammatoire. Leur développement et leur accroissement provoquent l'arrivée de phagocytes qui transforment le sinus et ses parois en un tissu massif de structure lymphoïde, ne présentant d'autres cavités que celles qu'occupent les parasites.

Mais nous reviendrons plus loin sur ces réactions réciproques des *Aggregata* et des tissus où elles s'installent. Dès maintenant, nous connaissons suffisamment l'intestin des *Portunus* pour aborder immédiatement l'étude de la Grégarine qui l'envahit.

III. Evolution schizogonique de l'Aggregata eberthi chez les Portunus.

Le sporocyste et le sporozoïte.

C'est à Eberth (1862) qne l'on doit la premiére étude des sporocystes des *Aggregata*. Il les trouvait de plusieurs sortes décrivant, sans en comprendre la signification, les divers stades évolntifs soit d'une même spore, soit de spores appartenant à diverses espèces (sans doute, entre autres, la spore d'*A. spinosa* Moroff). Mais déjà il reconnnt l'épispore externe mince et l'endospore épaisse, signala les sporozoïtes qn'il appelle filaments enroulès et le reliqnat qn'il prend pour un noyan.

A. Schneider (1875 a, 1883) tont en confondant les diverses espèces d'*Aggregata*, décrit avec précision les spores d'*A. eberthi* (= *A. octopiana* Schneid. pro p.). Elles ont à l'état jeune une épispore mince qui disparaîtrait de bonne heure et nne endospore épaisse, senle persistante. Elles mesurent en moyenne 9 μ de diamétre, mais leur taille est très variable pnisque de très petites n'ont que 4 μ et de très grandes dépassent 25 μ. Elles contiennent normalement 3 sporozoïtes, rarement qnatre, et nn reliquat granulenx. „Quand le nombre est de 3, les 3 noyaux sont presque toujours ainsi disposés qne deux s'écartant l'un à droite, l'autre à gauche, figurent un V dont le sommet est voisin de la paroi de la spore, dont les branches ne se rejoignent pas complétement à ce sommet, ce qni se comprend pnisqne les noyaux appartiennent à des sporozoïtes différents, et dont le troisième, contenu dans l'onverture dn V est dans un plan perpendiculaire aux deux autres, ce qui fait qu'au lien de le voir suivant sa longuenr, on ne l'aperçoit qne par un bout.“ Schneider nons apprend encore que par la compression de la spore, les sporozoïtes s'échappent facilement. Ils sont notablement plns longs qne le diamètre de la spore. Cylindriques et transparents, ils montrent parfois une extrémité plus claire qne le reste dn corps. Immobiles dans l'eau, ils donnent dans le sang du Poulpe des signes manifestes de contractilité.

Siedlecki (1898) ajoute pen à nos connaissances sur le sporocyste et le sporozoïte. Il figure nn noyau rond an milieu dn corps d'un sporozoïte assez court, et, à lire son texte, on croirait qn'il a observé la déhiscence des spores dans l'intestin de la Seiche, ainsi que la pénétration des sporozoïtes dans les cellules épithéliales. Son récit de la lutte des sporozoïtes contre les cils est fonciérement

inexact. Les observations de Labbé (1899) sont également insuffisantes. Il représente encore des sporozoïtes trop courts avec le noyau au milieu dn corps.

Le sporocyste. — Sur l'enveloppe dn sporocyste, nous serons brefs. Nous n'avons pas revu les stades jeunes avec épispore et les stades adnltes n'ont bien, comme le dit Schneider, qn'nne paroi unique incolore, assez épaisse et sans ornementation. Tontefois, après coloration à l'hématoxyline an fer, tonte spore fermée reste incolore tandis qne tonte spore onverte montre sa face interne colorée en gris foncé. D'où l'on doit conclnre, sinon à l'existence de deux enveloppes snperposées, dn moins à la différence de natnre des deux faces d'nne enveloppe uniqne.

Les sporocystes sphériques (pl. V fig. 1) mesnrent normalement de 8 à 9 μ, et nons n'avons pas tronvé les variations considérables indiquées par Schneider qui n'admettait qn'une senle espéce, et qui n'a pas reconnn qne les grosses spores contenaient toujours plus de trois sporozoïtes.

Ainsi que nons l'avons déjà dit, la déhiscence ne se produit qne dans l'intestin des Crustacés décapodes et les Brachyures sont les animanx de choix ponr la provoqner. Les sporocystes s'ouvrent assez rapidement, an bont d'une henre et demie environ chez les Crabes infestés après jeûne. Sons l'action du snc intestinal, en un point de la spore, se produit nne fente qni s'étend selon un plan méridien et déconpe denx valves égales comme dans nne coque de noix. Les deux valves restent qnelque temps reliées en s'écartant de plus en plus (pl. V fig. 2 et 3) puis finissent par se séparer complétement. Aprés séparation, les valves sont plns longues qne le diamétre de la spore primitive et beanconp moins larges, étant recroqnevillées selon leurs bords. Il y a donc là l'indice d'une structure anisotrope et l'élasticité qui en résulte doit joner un rôle dans l'expnlsion dn sporozoïte — telle la déhiscence de certaines graines végétales. Dans une des valves reste ordinairement le reliquat sphériqne formé d'un amas de fines grannlations dont qnelqnesnnes sont chromatiques.

Le sporozoïte. — Le sporozoïte qui vient de sortir de la spore est d'abord contonrné en spirale, selon l'enroulement qu'il avait dans la coqne (pl. V fig. 2 et 3) sa longueur étant de 16 à 18 μ c'est à dire de denx fois le diamètre de la spore. Puis il s'allonge avec des mouvements lents, sans jamais se redresser complétement. Au repos, il reste courbé et tordu, c'est à dire qne son axe est hélicoïdal. Pour progresser, il s'étend, se redresse et il avance en reprenant

sa position de repos. Parfois il fait un plus grand effort d'extension qui est alors suivi d'une détente plus brusque, causant un déplacement plus notable. En général ses mouvements sont si lents qu'il faut une attention soutenue pour les reconnaître et les définir.

Dans son ensemble, le sporozoïte, à un examen superficiel, apparaît comme un vermicule allongé à peu près cylindrique, de structure homogène; mais déjà, sur le vivant, il est facile de distinguer la partie antérieure plus renflée, plus mobile, et pourvue d'un très court mucron, de la partie postérieure qui est plus étroite et plus claire. Les deux tiers antérieurs du corps sont fortement réfringents, d'un gris jaunâtre, avec quelques fins alvéoles et des granulations plus ou moins visibles. La région postérieure plus transparente correspond au noyau. Immédiatement en avant de ce dernier est une petite zone sombre avec un centre clair.

Les préparations fixées et colorées précisent les structures. Le noyau allongé et mesurant au moins 5 μ de longueur est contourné comme la partie postérieure du corps qu'il remplit d'ailleurs entièrement (pl. V fig. 2 et 3). Le réseau chromatique qui le forme est à mailles serrées, surtout à la surface qui représente la membrane nucléaire. Dans certains cas très rares, nous avons pu distinguer un petit nucléole ou karyosome mais généralement cet élément n'est pas visible en raison de la densité du réseau chromatique et de l'accumulation assez fréquente d'une certaine quantité de chromatine vers l'extrémité postérieure du noyau sous forme d'une calotte plus colorable.

Fig. 3.
Sporozoïtes d'*Aggregata eberthi*, × 1300, montrant les centrosomes. Le Karyosome est visible dans le sporozoïte médian.

Le cytoplasme est hyalin et réfringent dans la région antérieure du sporozoïte où l'on remarque une zone dense avec un ou deux grains chromatiques, sans doute le centrosome (fig. 3 texte et fig. 2 et 3 pl. V). Vers le milieu du corps, on observe quelques alvéoles et parfois des grains ou mottes sidérophiles. Une membrane externe enveloppant le corps est à peine différenciée, mais, au moins dans la région antérieure, un léger décollement qu'on observe dans les frottis de fixation insuffisante est l'indice d'une différenciation cuticulaire certaine.

Migration du sporozoïte et croissance de la Grégarine.

Sur la migration du sporozoïte et la croissance de la Grégarine, on ne sait pas autre chose que ce que nous en avons dit nous-même,

dans des notes préliminaires (1906, 1907 a) que nous préciserons ici en les complétant. Ce qu'en a écrit G. Smith (1905) se borne en effet à ces quelques lignes: „Je n'ai, dit-il, étudié que les stades enkystés et le sporozoïte. Au commencement du développement chaque kyste, quelle que soit sa taille, ne contient qu'un seul noyau dont la chromatine est aggrégée en une masse centrale réticulaire. Avant de se diviser, il se débarrasse de la plus grande partie de sa substance chromatique et le noyau perd son affinité colorante pour l'hémalun. Alors il entre en division et forme un anneau de noyaux occupant la périphérie du kyste."

Comme chez toutes les Grégarines cœlomiques dont l'évolution est connue, les sporozoïtes de l'*Aggregata eberthi*, dès qu'ils sont sortis de la spore, traversent l'épithélium intestinal du *Portunus* sans y séjourner. Vingt-quatre heures après l'absorption des kystes par le Crabe, on trouve un certain nombre de ces sporozoïtes dans le tissu conjonctif périintestinal où ils s'arrêtent. Leur migration doit demander un temps notable, au moins plusieurs heures, étant données la lenteur de leurs mouvements et l'irrégularité de leur progression. Ils cheminent indifféremment dans les cellules ou entre les cellules épithéliales, traversant obliquement plusieurs cellules ou suivant le bord d'une seule.

Sur les pièces fixées, on en rencontre dans toutes les orientations, la partie antérieure dirigée tantôt vers la basale, tantôt vers le plateau en brosse, preuve qu'ils doivent tourner et rouler sur eux-mêmes, peut-être à cause de leur forme en croissant. Finalement ils franchissent la basale sans avoir subi d'autre modification qu'un léger raccourcissement qui les rend un peu plus trapus.

Leur migration est terminée dès qu'ils sont installés dans la tunique conjonctive de l'intestin. Ils ne vont pas au-delà et ne pénètrent jamais dans d'autres cavités hémocœliques que le sinus périintestinal. Désormais ils croîtront immobiles.

Pendant une première période, le sporozoïte ne grossit qu'en largeur et même durant ces premiers stades de croissance il devient plus court, mesurant 13 à 14 μ de longueur pour 3 μ 5 de large. Le noyau qui était terminal s'est placé vers le milieu du corps (Pl. V fig. 4 et 5).

L'accroissement en largeur continuant, le parasite devient réniforme (Pl. V fig. 5 à 8) ayant successivement 3, 4, 6, 8 μ de large sans que sa longueur augmente. Loin de là, elle peut diminuer encore et on observe de petites Grégarines qui, au bout de 10 jours

ont une forme d'olive et ne mesurent que 12 μ dans leur plus grand diamètre. Cependant les Grégarines ne deviennent jamais absolument sphériques, mais plutôt largement ellipsoïdales et nous verrons plus loin que les pressions qu'elles subissent modifient leur forme et peuvent accroître leur longueur. A partir du 15e jour, elles ont acquis leur forme définitive ovoïde et elles s'accroîtront régulièrement par toute leur surface. Il est difficile de donner des mesures précises de cet accroissement qui est fonction non-seulement de l'espèce ou du sexe, mais de la nutrition de l'hôte et du moment de l'année. Si nous considérons nos infections d'été du *Portunus arcuatus*, faites à Roscoff dans de bonnes conditions, nous trouvons qu'il faut d'abord distinguer la croissance des petites Grégarines à membrane épaisse qui sont peut-être les mâles, de celle des grandes Grégarines à membrane mince (schizontes femelles?). Une Grégarine à membrane épaisse ou Grégarine mâle croît environ de 1 μ par jour en diamètre. Au bout de 10 jours, elle a 15 μ. Au bout de 20 jours, elle a 25 μ. Au bout de 30 jours, de 35 à 40 μ. Au bout de 40 jours, elle a 50 μ. Mais alors elle a souvent terminé sa croissance. Nous avons même observé une Grégarine qui, n'ayant que 34 μ était au stade de premier fuseau. Celle-là avait terminé sa croissance en moins de 30 jours.

Les Grégarines à membrane mince ou Grégarines femelles croissent beaucoup plus vite. Nous en avons mesuré qui en 45 jours atteignaient 200 μ de diamètre, ce qui donne une moyenne de plus de 4 μ par jour.

En somme, plus une Grégarine est grande à l'état adulte, plus vite elle grossit, mais jamais assez pour atteindre son complet développement dans le même temps qu'une Grégarine de petite taille.

La nutrition de l'hôte et l'époque de l'année ont peu d'influence sur la taille de la Grégarine, mais peuvent considérablement modifier la durée du développement.

Le cytoplasme pendant la croissance.

Nous venons de dire que les deux sortes de Grégarines qu'on rencontre dans une infection diffèrent entre elles par leur taille, la durée de leur accroissement et l'épaisseur de leur membrane. On peut encore les distinguer par leur cytoplasme, mais seulement si elles sont âgées de plus de dix jours, les différenciations cytoplasmiques étant sans doute à peu près les mêmes pendant les premiers stades.

Snr les coupes, on n'observe d'abord ancnne différenciation dans le cytoplasme d'un sporozoïte qui vient de traverser la basale. Un pen plus tard, qnand le noyan occupe le centre du corps, on voit dans son voisinage une on deux vacuoles claires et, à nn pôle, qui est probablement le pôle antérieur, de fins grains se colorant faiblement en rouge vineux par la méthode de Mann (Pl. VII fig. 42). A un stade un pen plus avancé, le cytoplasme est envahi tout entier par ces grains, et on s'en rend compte snr le vivant, où l'on peut distinguer ces jeunes stades à cytoplasme finement grannleux (Pl. VII fig. 43 et suivantes) des stades précédents à cytoplasme transparent. Le noyau doit jouer un rôle dans leur formation, car il s'éclaircit à mesnre que ces grains se répandent et à nn stade plus avancé (Pl. VII fig. 47) il ne contient presque plus de chromatine, celle-ci semblant passée, soit dans le nncléole, soit dans cette atmosphère colorable périnncléaire qui est jnstement chargée de ces grains, qne nous appellerons grains chromidiaux.

Il est probable qne dans le cytoplasme, ces grains chromidiaux subissent des transformations. En effet, à la périphérie dn cytoplasme des Grégarines déjà grosses, on trouve des grains analogues, mais de réaction colorante différente. Ainsi, tandis qne les premiers se coloraient en rouge par la méthode de Mann, les grains périphériques se colorent en violet (Pl. VII fig. 47 et suivantes).

Durant ces premiers stades, d'autres différenciations cytoplasmiqnes sont apparnes. D'abord, quand la petite Grégarine a pris la forme d'olive, c'est à dire quand elle s'est déjà beauconp accrue en largeur sans que sa longuenr dépasse celle du sporozoïte, on voit apparaître dans son cytoplasme un corpuscule sidérophile qui ressemble à un nncléole rejeté (Pl. V fig. 9, 10). A un stade nn peu plns avancé, un antre corps sidérophile apparaît. Quelle est la signification de ces corps, nous ne le savons pas, et nous n'avons aucune preuve de leur origine nucléolaire. Par contre, la méthode de Mann, colore en bleu d'azur des corps qui paraissent bien les mémes (Pl. VII fig. 45, 46), ce qui porte à penser que le noyau n'est pour rien dans leur formation. Nous n'avons pas reconnu ces corpuscnles sur le vivant, où nous ne voyons dans les jeunes stades, à côté des grains chromidiaux, qne de petites sphérules légèrement réfringentes, se colorant vivement par l'iode, et qui semblent devoir être interprétées comme sphérules de paramylon. En effet, dans les stades de 25 à 30 μ, ce paramylon apparaît formant nne couche de sphérules andessous de la membrane cellulaire (Pl. VII fig. 47). Dès lors, la structure alvéolaire est réalisée et les Grégarines ne feront guère

que s'accroître sans modifier beaucoup leur structure, et en se chargeant snrtont de paramylon.

Dans nne Grégarine dont la croissance est très avancée, le cytoplasme se compose (Pl. VII fig. 48, 49):

1° d'un résean transparent hyalin, sans donte l'alvéoline de Frenzel;

2° de grains colorables en gris sombre par l'hématoxyline au fer, en rouge par la méthode de Mann;

3° de grains plus petits, plns denses, exclnsivement périphériqnes et colorables en violet par la méthode de Mann. Ces deux sortes de grains plus ou moins sidérophiles dérivent probablement des grains chromidianx des jennes stades;

4° de sphérules de paramylon occupant les alvéoles du réseau. Ces sphérules, faciles à reconnaitre, montrent en lenr centre une sorte de corpuscnle très réfringent. Est-ce bien nn corpuscule? Il faut noter qn'il est sonvent irrégulier et qu'il donne plutôt l'impression d'nne petite bulle de gaz qui remplirait une cavité centrale. Mais dans les colorations an rouge Magenta faites après nne fixation prolongée an liqnide de Flemming, le centre dn corpuscule est coloré en rouge vif et, autonr, existe nne zone moyenne moins colorée tandis que la zone périphérique reste incolore. Snr le vivant, l'iode colore avec nne grande énergie ces sphérules de paramylon qui deviennent d'un brun noir. Nous les avons retrouvées dans les stades analogues de la sporogonie chez le Céphalopode.[1])

Nons avons cru longtemps à la présence de grains d'excrétion qui sont même représentés sur nos figures (Pl. VII fig. 48, 49). Mais il s'agit là, sans doute, de précipités artificiels dus aux fixateurs.

Enfin, le cytoplasme est limité par une membrane très nette, d'épaisseur variable et qn'on peut déjà reconnaitre dans des stades très jeunes, surtont à l'aide de la méthode de Mann qni la colore en blen d'aznr. Nous l'avons retrouvée avec la même netteté chez le sporonte (Pl. VII fig. 51, 52, 53) où elle avait d'aillenrs été observée par Labbé, mais niée ensuite par Siedlecki.

---

[1]) Dans un travail paru après la rédaction de ces lignes, Kuschakewitsch (1907) décrit les grains de paramylon des *Gregarina* du *Tenebrio*, comme nous les décrivons ici chez *Aggregata*. Cependant il considère que le grain central apparait d'abord dans les parois des alvéoles sous la forme d'un petit corpuscule brun d'excrétion, qu'il grossit, et qu'ensuite il devient le centre du dépôt de paraglycogène. A notre sens, l'affirmation de Kuschakewitsch n'est qu'une vue théorique. Nous n'avons jamais observé de grains d'excrétion ayant la réfringence et les réactions microchimiques du grain central des sphérules de paramylon.

Par les caractères de cette membrane et par ceux du cytoplasme on peut distinguer les deux sortes de Grégarines que nous avons considérées comme les deux sexes de l'*Aggregata eberthi*. La Grégarine mâle, toujours plus petite, diffère de la Grégarine femelle par sa membrane qui est plus épaisse, par son réseau d'alvéoline dont les mailles sont plus fines, par la plus grande abondance des grains chromidiaux surtout à la périphérie, enfin par la taille plus petite des sphérules de paramylon. Cet ensemble de caractères rend les Grégarines mâles plus colorables que les Grégarines femelles, de sorte qu'on les reconnaît à un faible grossissement.

Le noyau pendant la croissance et la première mitose.

L'évolution du noyau durant la croissance de la Grégarine présente une série de phénomènes qu'il importe, pour la clarté, d'énumérer dès maintenant. Ce sont: 1° le triage de la chromatine et la pénétration d'un karyosome sidérophile dans le nucléole de plastine; 2° la constitution d'un nucléole très complexe avec rejet dans le noyau de substances nucléolaires; 3° la désintégration de ce nucléole avec constitution d'un spirème d'abord achromatique, puis chromatique; 4° la reconstitution d'un petit noyau épuré aux dépens du spirème et l'élimination de la plus grande partie du premier noyau (chromidium); 5° la mitose du noyau de reconstitution.

1° Triage de la Chromatine. — Dès que le noyau du sporozoïte a gagné le milieu du corps, le nucléole est devenu nettement visible (pl. V fig. 5) sous forme d'une petite sphérule de plastine qui est ordinairement excentrique. Ce nucléole grossit en restant homogène. En même temps, en regard de lui, la chromatine périphérique la plus voisine se condense en une plaque ou croissant très chromatique que nous appellerons le corps karyosomien, tandis que le reste du réseau chromatique devient moins colorable (Pl. V fig. 6, 7; Pl. VII fig. 42, 43, 44). Le corps karyosomien, de mieux en mieux individualisé, prend alors la forme de courts bâtonnets tassés qui s'appliquent sur le nucléole; puis il devient un corpuscule arrondi ou irrégulier souvent en double bouton (Pl. V fig. 11, 12) qui pénètre dans la substance nucléolaire (Pl. V fig. 8, 9, 10).

Si le mécanisme de cette pénétration reste douteux, l'absorption du corps karyosomien par le nucléole de plastine est certaine. Elle détermine au point de pénétration l'apparition d'une vacuole (Pl. V fig. 10, 11; Pl. VII fig. 44) qui, par la suite, ne fera que croître pendant la différenciation du nucléole.

C'est à la face interne de cette vacuole que semble se déposer la chromatine absorbée et le phénomène dnre longtemps. Car en même temps que le nucléole, le corps karyosomien grossit pendant la première période d'accroissement de la Grégarine. Il semble absorber progressivement toute la basichromatine du réseau nucléaire primitif pour la transmettre an nncléole de plastine sous la forme d'nn boudin étranglé, puis d'un cordon contonrné (Pl. V fig. 13, 14). De toute la basichromatine ainsi absorbée, il ne reste en dehors du nucléole qu'un petit prolongement, indiquant le point primitif de pénétration ou micropyle (Pl. V fig. 14, 15).

Ce processus a des variantes. Par exemple, la basichromatine se condense quelquefois en deux corps karyosomiens au lieu d'un, et chacun de ces corps pénètre en un point différent dans le nucléole (fig. 4 texte). Nous en reparlerons plns loin à propos des nucléoles multiples.

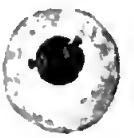


Fig. 4.
Nucléole dans lequel pénétrent deux corps karyosomiens.

2° Le nucléole complexe. — L'absorption de la basichromatine par le nucléole de plastine a pour résultat la constitntion d'un nncléole complexe, car la chromatine absorbée ne reste pas diffuse et amorphe. Elle s'organise en un véritable noyau intrannclécolaire qni constituera la couche médullaire du nucléole. Nous avons en effet à distinguer dans le nucléole une couche corticale de pyrénine et nne zone médullaire à réseau de trophopyrénine. La couche corticale homogène dans les nucléoles peu différenciés (Pl. VII fig. 48) se crense ultérieurement de vacuoles et nons n'avons jamais reconnu la structure radiaire indiqnée par Schneider pour le nucléole des sporontes qui nous a paru semblable à celui des schizontes (Pl. VII fig. 53). Quant à la nature de cette couche corticale, elle nons paraît être de la substance nucléolaire vraie ou pyrénine, comme le montrent les colorations à la méthode de Mann. Cependant, chez les nucléoles déjà gros, l'hématoxyline au fer démontre à la surface de cette couche corticale un réseau dense et mince de substance très sidérophile qui pourrait être de la chromatine peu modifiée, ce qui expliquerait les divergences d'interprétation des auteurs (Siedlecki considère toujours la conche externe des karyosomes comme formée de chromatine).

La couche médullaire est d'abord constituée par un suc clair incolorable limité par un réseau sidérophile à grosses mailles (Pl. V fig. 15—16). Mais ce réseau s'organise bientôt en un réticulum

achromatique très délicat, bien démontré par la méthode de Mann (Pl. VII fig. 48) qui le colore en bleu d'azur comme le réseau nucléaire. Sur ce réticulum, sont fixés de nombreux grains colorés en bleu violet par la méthode de Mann, c'est à dire comme la chromatine. En revanche, à l'hématoxyline au fer, ces grains restent grisâtres, tandis que la couche corticale est très sidérophile. Ils apparaissent même alors comme de très petites vésicules dont le contenu incolore ne serait pas de même nature que l'enveloppe et par ces caractères ils s'éloignent de la chromatine, tandis que certaines de leurs réactions colorantes les en rapprochent. Pensant, pour ces raisons, qu'ils dérivent de la pyrénine, nous proposons de les appeler grains de trophopyrénine, quoique nous ne soyons pas en mesure de préciser leur rôle. Nous pouvons seulement dire qu'ils sortent du nucléole par le micropyle et beaucoup de préparations montrent clairement cette sortie (Pl. VII fig. 48, 53) ainsi que leur éparpillement dans la zone périphérique du suc nucléaire. En même temps qu'eux, le nucléole émet des grains de pyrénine, qui, issus de la couche corticale semblent tomber préalablement dans la zone médullaire, avant d'être rejetés dans le suc nucléaire. Ceux-ci cependant peuvent se détacher directement de la surface externe de la couche corticale et cela arrive certainement pour les gros nucléolites émis par le nucléole principal durant la première période de croissance (Pl. V fig. 16. 17, Pl. VI fig. 47). Il faut ajouter cependant que ces phénomènes constants dans leur ensemble se présentent avec des variantes. La grosseur des sphérules émises est loin d'être la même dans tous les cas et le nucléole principal au lieu de bourgeonner de la pyrénine pure, se divise parfois en deux nucléoles de même valeur présentant la complexité du nucléole qui leur a donné naissance. Ce dédoublement n'aurait-il pas pour origine une double pénétration de la trophochromatine au début de l'évolution, particularité que nous avons notée plus haut. Cette pénétration de la trophochromatine en deux points différents de la sphérule de plastine détermine en effet la formation de deux zones médullaires, qui ont probablement une tendance à s'isoler par la suite (fig. 5 texte).

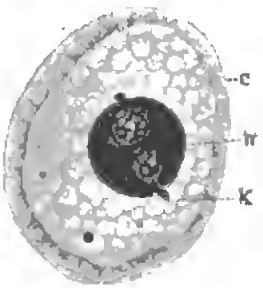


Fig. 5.
Noyau avec nucléole à double zone médullaire.
c cytoplasme,
k karyoplasme, *n* nucléole.
× 1000.

A la suite de ces émissions nucléolaires, la zone périphérique du noyau se charge de grains de pyrénine et de grains de tropho-

pyrénine, colorés respectivement en rouge et en violet par la méthode de Mann, et qu'on pourrait prendre pour des grains persistants de la chromatine des jeunes stades, si on n'avait pas suivi leur évolution. Sur le rôle de ces divers grains nous serons très brefs, car nous ne pouvons émettre que des hypothèses. D'abord, une partie d'entre eux paraît se dissoudre dans le noyau, ainsi que nous le verrons tout à l'heure. D'autres, par leur position périphérique, semblent destinés à tomber dans le cytoplasme où ils donneraient naissance aux grains rouges, qui seraient eux-mêmes des ferments. Peut-être provoquent-ils de manière plus ou moins complexe la formation du paramylon dont les sphérules semblent se former à la périphérie du noyau. Mais peut-être aussi ces dérivés de la pyrénine jouent-ils un rôle inverse en provoquant la dissolution des réserves et leur assimilation, puisque c'est au moment de la première mitose que la plus grande partie du nucléole se trouve émise dans le cytoplasme (Pl. V fig. 22, 23, 24, 25, Pl. VII fig. 50) et qu'à partir de ce moment le paramylon sera progressivement résorbé. Quoiqu'il en soit, c'est à des processus de nutrition que semble devoir se rapporter cette évolution nucléolaire et c'est pourquoi nous avons appliqué le nom de trophopyrénine aux grains nucléolaires les plus évolués (grains violets).

3° Désintégration nucléolaire et formation du spirème. Arrivé au terme de sa croissance, le nucléole a acquis une dimension relativement énorme. Ainsi, chez une Grégarine femelle adulte de 100 μ de diamètre et dont le noyau atteint 60 μ, le nucléole mesure 23 μ. Mais la désintégration nucléolaire a commencé avec les phénomènes d'émission que nous venons de décrire Elle va maintenant se précipiter pour achever le triage de la chromatine destinée à reconstituer un nouveau noyau.

La zone médullaire se vide de la plupart de ses grains et il ne reste plus que quelques grosses sphérules de trophochromatine ou de pyrénine, variables d'aspect et de nombre. En général on en trouve une plus grosse que les autres et plus sidérophile (Pl. V fig. 19). D'autres fois le reliquat de trophochromatine se condense en une vésicule creuse (Pl. VII, fig. 49). Dans tous les cas, le nucléole se fragmente finalement en un certain nombre de vésicules, homogènes ou vacuolaires et de taille inégale. Communément l'une d'elles est beaucoup plus grosse que les autres (Pl. V fig. 22, 23, 24, 25, Pl. VII fig. 50) et mérite le nom de métanucléole. Ces diverses vésicules présentent toutes les réactions colorantes de la couche corticale de pyrénine, la trophopyrénine n'étant plus représentée

par aucun élément figuré. Il est certain qu'une partie de ces substances s'est dissoute dans le suc nucléaire, qui devient très colorable dès le commencement de la désintégration du nucléole.

Pendant cette désintégration nucléolaire, le noyau subit de grands changements de position, de forme et de structure. D'abord situé en plein cytoplasme, rarement au centre de la Grégarine, mais nettement éloigné de la périphérie, il se rapproche progressivement de la surface (Pl. V fig. 19, Pl. VII fig. 49) et dès qu'il est en contact avec elle, il provoque une dépression plus ou moins marquée, mais toujours nette (Pl. V fig. 20, 22, 25, 26). En même temps sa forme a changé. Tandis qu'il gagne la périphérie, son contour, d'abord ovoïde, devient irrégulier, amœboïde, et sa substance fuse entre les corpuscules de paramylon qu'elle englobe (Pl. VII fig. 49, 50). Sans doute, ces phénomènes relèvent tous de changements de structure du karyoplasme dont la cohésion est moins grande. Et cela explique l'invagination qui se produit au point de la surface où s'étale ce karyoplasme, puisque sa tension superficielle est certainement moindre que celle du cytoplasme chargé de paramylon.

Les plus importants changements sont les changements de structure et, pendant la migration du noyau vers la surface, nous assistons à la formation d'un spirème ou de chromosomes transitoires précédant l'apparition du nouveau noyau.

Dès le commencement de la désintégration nucléolaire et peut-être avant, se montre l'ébauche du spirème sous forme de filaments très délicats, difficiles à voir, composés de granulations fines et achromatiques, qui s'isolent et se différencient aux dépens du réticulum karyoplasmique. Ces filaments à sinuosités courtes ont une direction générale radiaire partant de la périphérie pour gagner le nucléole. Souvent ils forment des anses brusques et ont un trajet irrégulier d'autant plus difficile à interpréter qu'il faut l'étudier sur plusieurs coupes successives. C'est pourquoi nous ne pouvons affirmer la continuité du cordon. Mais comme elle nous paraît exister, nous désignerons ce stade sous le nom de spirème achromatique (Pl. V fig. 18).

Ce spirème se condense, ses grains deviennent plus gros et plus visibles, sans doute parce qu'ils ont absorbé une partie de la substance nucléolaire dissoute. Cependant, comme il est alors faiblement teinté par l'hématoxyline au fer, nous l'appellerons spirème pâle pour le distinguer du stade précédent. Le spirème pâle se ramasse en un peloton qui perd ses connexions avec la périphérie et qui paraît toujours s'attacher au nucléole par une de ses extrémités.

A ce moment, semble sortir dn nncléole un conrt spirème très sidérophile qni vient se mêler an premier. Il est formé de granulations plus grossières et paraît correspondre à une figure de résolution nncléolaire, quoique nous ne pnissions prêciser son mode de formation (Pl. V fig. 19). Il est en effet difficile de décider s'il sort de la zone médullaire on s'il tire directement son origine de la conche corticale. A l'appui de la première hypothèse, on pent faire valoir que certains grains ou plutôt certaines vésicnles de trophopyrénine se résolvent dans la zone médullaire en courts filaments qni, en se sondant, formeraient le spirème chromatiqne. Labbé parait avoir observé quelque chose de pareil dans l'évolntion nncléolaire du sporonte (voy. Labbé 1896 p. 575, fig. 1 texte). Quoi qn'il en soit, on assiste simultanément à la disparition du spirème chromatiqne et à la transformation du spirème pâle en un spirème typiqne beancoup plus colorable (Pl. V fig. 20, 21).

4° Reconstitntion d'un petit noyan. — Le noyan a maintenant perdn sa membrane et son contour régulier; il s'étend comme nne masse amœboïde an-dessous de l'invagination superficielle qn'il a déterminée.

An sein dn karyoplasme granulenx apparaît alors une area claire dans laquelle le spirème colorable très ondnlé se localise peu à peu (Pl. V fig. 22). Il semblerait qn'on doive assister à la mise au fusean de ce spirème. Il n'en est rien. L'area claire se délimite de plns en plns et se sépare nettement dn karyoplasme grannleux foncé, tandis qne le spirème s'organise à nonvean en un réseau chromatique délicat à mailles faites de fins granules. Ainsi se reconstitne nn nouveau noyan à surface mamelonnée rappelant par son aspect beauconp de pronucleus. L'area claire représente son snc nncléaire dans lequel se voient en outre un on deux petits corps nncléolaires (Pl. V fig. 23, Pl. VII fig. 50).

C'est ce nonveau noyau reconstitué qni va maintenant entrer en mitose. Qnant an reste dn karyoplasme primitif dans lequel les débris nncléolaires achèvent de se dissoudre, il fera désormais partie dn cytoplasme anqnel il fournira les éléments de la zone périphériqne finement grannlense et assez fortement colorable dans laquelle vont se snccéder les mitoses. Il constitnera en nn mot la partie essentielle du cytoplasme germinatif.

Ce cytoplasme germinatif d'origine nncléaire nons paraît bien correspondre an „chromidium“ de Richard Hertwig, mais il ne représente ici qn'une épuration nucléaire, et on ne peut dire qn'il donne naissance an nonveau noyan dont les éléments, c'est à dire le

spirème achromatique et chromatique étaient déjà reconnaissables, alors que le noyau primitif n'avait subi aucune modification de forme et de structure (Pl. V fig. 18, 19).

5° Mitose du noyau de reconstitution. — Le petit noyau reste au repos pendant un temps difficile à apprécier, mais néanmoins assez long pour qu'on ait chance de rencontrer ce stade assez fréquemment sur les préparations représentant des infections de 40 jours. Puis commence la mitose avec l'apparition de centrosomes coniques formant un fuseau entièrement d'origine centrosomienne. Sur l'origine de ces centrosomes nous devons être très réservés. Nous avons vu dans le karyoplasme, alors que le petit noyau est encore au repos, des formations ressemblant à un centrosome soit unique, soit en division (Pl. V fig. 22 et 23), mais les images de la dissolution des karyosomes de reliquat peuvent simuler des formations archoplasmiques, et nous avons d'autant plus de raisons de nous méfier de ces centrosomes éloignés du noyau que, chez les autres Grégarines, le centrosome qui apparaît est toujours en relation étroite avec la membrane nucléaire.

Nous n'avons reconnu avec certitude le centrosome chez *A. eberthi* que lorsqu'il était déjà divisé et appliqué contre le noyau déjà modifié. La division nucléaire débute par la transformation du réseau chromatique en un certain nombre de longs chromosomes sinueux, dont la plupart paraissent doubles, soit qu'ils représentent deux filaments chromatiques parallèles complètement distincts, soit qu'ils soient repliés en une anse dont les branches sinueuses sont parallèles. Cela se passe comme si la chromatine d'un noyau diplotène était directement mise au fuseau en plaque équatoriale (Pl. V fig. 24 et 25). La séparation des chromosomes s'effectue avec l'écartement des centrosomes qui sont alors représentés par des cônes d'attraction, sans fuseau à fibres continues. La figure fusoriale de l'anaphase est entièrement constituée par des chromosomes déroulés, que l'attraction des centrosomes groupe en faisceaux polaires, tandis que certains segments chromatiques restent dans la zone équatoriale (Pl. V fig. 26). Cette figure fusoriale est toujours incurvée du côté de la surface et ce n'est qu'au commencement de la division qu'on peut observer un fuseau ayant un axe rectiligne (Pl. V fig. 24). Encore, dans ce cas, les chromosomes restent-ils toujours plus ou moins en dehors du fuseau et ils n'arrivent pas à se répartir régulièrement dans le plan équatorial.

Cette première mitose n'est pas achevée que déjà les centrosomes se sont dédoublés à chaque pôle où ils constituent de petits

fuseaux achromatiques (Pl. V fig. 26) orientés perpendiculairement à l'axe de la première figure de division. C'est qu'en effet entre les premières mitoses, qui se succèdent très rapidement, les chromosomes ne semblent pas reconstituer de noyaux au repos. Dès qu'un faisceau de chromosomes a atteint l'équateur du nouveau fuseau centrosomien, il se dédouble pour se répartir aux deux pôles qui s'écartent; en sorte que là se termine l'histoire de la première division nucléaire.

IV. L'évolution nucléaire du sporonte comparée à celle du schizonte et sa signification.

Avant de continuer l'étude de la schizogonie, il nous paraît utile de comparer dès maintenant l'évolution nucléaire du sporonte à celle du schizonte. Nous n'avons nullement l'intention d'empiéter sur le travail de notre ami Moroff, mais ce serait compreudre la bibliographie daus un seus bien étroit que de ne pas rappeler les résultats des nombreux auteurs qui out étudié le développement des *Aggregata* chez les Céphalopodes, quand nous savons, par ce qu'ils nous ont appris, que durant sa période de croissance le sporonte se comporte comme le schizonte et présente une évolution nucléaire sinon semblable, dn moins très voisine.

Schneider (1883), le premier, décrivit en détail le noyau de l'*Aggregata* (*Klossia*) *eberthi*. Ce noyau est formé d'une membrane à double contour, de suc nucléaire et d'un corps nucléolaire qui comprend un ou plusieurs nucléoles. Il n'y a pas de réseau chromatique. Chez certaines formes, le nucléole est homogène et compact. Dans d'autres exemplaires plus grands, le nucléole est composé d'une partie centrale claire et d'une couche corticale plus dense, striée, et percée, en un point, d'un canal micropylaire qui fait communiquer l'espace central du nucléole avec le suc nucléaire.

Le nucléole primaire émet des nucléoles secondaires ou nucléolites, non par simple étranglement ou par un processus rappelant la division, mais par un bourgeonnement interne qui ressemble à un processus d'excrétion. Le nucléole secondaire occupe d'abord l'espace central, puis est expulsé par le micropyle. De petits nucléolites, produits de la même façon dans le nucléole, grossissent seulement après leur expulsion et, d'homogènes qu'ils étaient, peuvent à leur tour offrir les différenciations et les fonctions du nucléole primaire.

Schneider n'a pu observer le sort de tous ces nucléolites, mais comme il n'y a pas de réticulnm nucléaire, il suppose qu'ils deviennent directement les premiers noyaux de la sporulation.

Mingazzini (1892), qui paraît avoir vn des stades de début, note d'abord que le noyau n'est pas au centre et qu'il n'y vient qu'avec les progrès de la croissance et la diminution de la courbure du jeune parasite. Il confirme nne grande partie des résultats de Schneider relatifs au nucléole, qu'il considère comme un réservoir de snbstance chromatique qui se distribnera durant les phénomènes de sporulation. Cependant il décrit dans le noyau, indépendamment du nucléole, un réseau chromatique et il observe déjà plus correctement sa division qui n'est pas une karyokinèse, et qui n'est pas davantage une division directe puisqu'il y a disparition de la membrane. C'est un mode intermédiaire entre la mitose et la division directe. Avant cette division, le nucléole s'est désintégré, une partie de sa substance s'est dissoute dans le suc nucléaire et une antre partie est représentée dans le karyoplasma par un nombre très grand de granules.

Dans son travail sur l'origine des nucléoles complexes des Protozoaires, qu'il propose d'appeler „Binnenkörper", Rhumbler (1893) traite de l'*Aggregata eberthi*, sans en avoir fait d'étnde personnelle. Il examine longuement les résultats de Schneider et en propose nne interprétation nouvelle. Rhumbler croit d'abord avoir montré que les „Binnenkörper" sont formés par l'aggrégation de nucléoles simples. Contre Schneider, il soutient que ces nucléoles simples naissent comme nn cristalloïde dans une solntion mère, le suc nucléaire, puis qu'ils s'aggrègent en conglomérats. Il se forme ainsi une première masse autour de laquelle s'appliquent de nouvelles gonttelettes plus fluides, et les différences de viscosité expliquent pourquoi elles ne se fondent pas en un seul corps homogène. La couche corticale serait donc de formation plus récente que la couche médullaire. La coagulation et la solidification de la goutte que forme l'écorce avant l'englobement complet de la masse interne expliqnerait la présence du canal micropylaire.

Les idées de Rhumbler sont appuyées par des considérations physiques susceptibles d'expliquer certains phénomènes, mais, appliquées au nucléole de *Aggregata*, elles sont manifestement fausses. La zone médullaire n'est pas du tont une formation primitive, mais bien une formation secondaire consécntive à la vacuolisation d'nn nucléole d'abord homogène.

Avec Labbé (1896) un certain nombre de détails concernant la structure se trouvent précisés.

Il voit le cytoplasme entouré d'nne membrane, et décrit dans les aréoles dn réseau, des granules plastiques pâles peu apparents qu'il interpréte comme grannles albnminoïdes en admettant que dans certaines conditions ils fournissent du paramylon.

Dans l'évolution du noyau, beanconp de faits sont énoncés, parmi lesquels nons ne retiendrous qne ceux qui nous paraissent admissibles.

Chez les jeunes *Klossia*, il reconnaît au noyau une membrane très mince percée de pores, un fin réticulum formé de granules achromatiques et de divers grannles colorables (oxychromatine et basichromatine). Quant au karyosome, c'est d'abord une sphérule de basichromatine — ce que nous n'admettons pas. Cette sphérule, en s'altérant, devient aréolaire an centre et le développement d'une vacuole la transforme en nne sphère creuse d'oxychromatine ponrvue d'un micropyle, et dans la cavité de laqnelle s'accumulent des prodnits de désassimilition, granules et bâtonnets.

Il trouve exact le bonrgeonnement interne décrit par Schneider et Mingazzini et montre qu'il s'agit là souvent d'un phénomène précoce.

Enfin, pour la première fois, sont décrits par lui les phénomènes prémitotiqnes. Il signale d'abord la présence de petits karyosomes secondaires basophiles appliqués étroitement contre la membrane nucléaire. Ce sont certainement nos corpuscules de pyrénine et de trophopyrénine qu'il n'a pas distingués les nns des autres (voir notre Pl. VII fig. 48 et 53). Puis „daus le corps même dn noyau apparaissent de très fines fibrilles de chromatine pelotonnées et formant des files de granulations d'une délicatesse extrême et par suite difficilement colorables." C'est bien notre spirème achromatique ou notre spirème pâle. Et il a eucore le mérite de montrer que la plus grande partie des éléments nucléaires „s'infiltre dans les mailles du cytoplasme tandis qu'an centre persiste une masse ronde ou ovoïde à peine colorable, renfermant de nombreuses granulations." Il a pent-être ainsi entrevu, sans tontefois la comprendre, la reconstitntion dn noyan précédant la mitose. Malheureusement les images de la division qu'il décrit ensuite avec fusean et plaque équatoriale sont incorrectes. Les centrosomes qn'il fignre ne sont pas de vrais centrosomes. Et il représente nne réduction chromatique qni n'existe sûrement pas telle qu'il l'a vne. Nous retiendrons surtout qu'avec beauconp de justesse, il homologne cette évolution nncléaire à celle des oeufs.

Siedlecki compare en les précisant une partie des résultats des auteurs précédents: structure alvéolaire du cytoplasme, réticulum chromatique des jeunes stades, avec membrane nucléaire très peu différenciée, karyosome avec deux couches de colorabilité différente dont l'une corticale serait de la vraie chromatine, apparition de filaments chromatiques au moment de la multiplication nucléaire chez le microgamétocyte ou au moment de la fécondation chez le macrogamète. Il attaque un certain nombre des résultats de Labbé parfois avec raison (centrosomes)[1]) mais aussi parfois à tort (membrane cytoplasmique dont il nie l'existence). Enfin il comprend le bourgeonnement d'une façon très spéciale. Pour lui, dans le noyau, la chromatine est accumulée d'une part en une couche périphérique et, d'autre part, dans la couche corticale du karyosome. Le karyosome secondaire servirait d'intermédiaire entre ces deux couches de chromatine. Nous ne partageons pas cette manière de voir qui d'après nous est fondée à la fois sur une interprétation erronée de phénomènes réels (pénétration de la chromatine dans le nucléole homogène des jeunes stades, bourgeonnement des nucléoles secondaires) et sur des structures critiquables. (Les figures B, C, D qu'il donne du noyau (page 810 texte) où l'on voit une grande area claire autour du nucléole, correspondent à des préparations dont la fixation est défectueuse).

Les images de la mitose et de la fécondation seront mieux interprétées par Moroff que par nous. Moroff (1906 a) a en effet mis en doute les interprétations de Siedlecki sur la fécondation des *Aggregata* et ses résultats résumés dans deux notes préliminaires ont complètement modifié la conception du cycle de ces parasites qui considérés jusque là comme des Coccidies, deviennent maintenant des Grégarines.

Moroff observe le débnt de l'évolution chez le Poulpe. Le mérozoïte qui pénètre dans l'épithélium intestinal du Céphalopode a la même structure que dans les kystes mûrs de l'intestin des Crustacés. Son noyau est donc d'abord allongé et postérieur, puis il gagne le milieu du jeune parasite pendant que le nucléole (karyosome) se forme aux dépens de 4 à 5 grains de chromatine soudés ensemble par une substance qui les cimente. Progressivement, toute la chromatine du noyau passe dans le nucléole qui d'abord compact se vacuolise. Les stades qui suivent varient beaucoup selon les espèces, en particulier les stades de la mitose — résultat qui confirme

[1]) Siedlecki a raison de dire que Labbé n'a pas vu de vrais centrosomes, mais à son tour il se trompe en niant leur existence (v. nos figures).

les observations de Brasil (1905) relatives aux *Monocystis* du Lombric.

Chez *Aggregata eberthi*, l'évolution nucléaire est même différente chez la Grégarine mâle et chez la Grégarine femelle. Chez le mâle (microgamétocyte) le noyau est très faiblement colorable à la fin de l'accroissement, et c'est du nucléole fortement vacuolisé que dérivent les filaments chromatiques. Après avoir gagné la surface, le noyau se divise par un processus de mitose multipolaire, entrevu par Siedlecki, mais mal compris par cet auteur, qui, n'ayant pas vu les centrosomes et les fuseaux, a cru à un phénomène de division amitotique multiple.

Chez la Grégarine femelle, qui pour Moroff n'est qu'un macrogamétocyte (macrogamète de Siedlecki), la division est tout autre. Le centrosome ne se divise qu'une fois pour donner lieu à un très petit fuseau et l'on croirait avoir affaire à une mitose de maturation d'un oeuf de Métazoaire.

Avec les résultats obtenus sur *Aggregata eberthi*, Moroff nous a fait connaître les variantes du processus chez d'autres *Aggregata* — les espèces sont nombreuses et il y en a au moins une douzaine. C'est ainsi qu'à la fin de l'accroissement, la chromatine peut sortir du karyosome sous la forme de gros et petits grains qui se répandent dans le noyau et dont une partie se dissont en communiquant au suc nucléaire une grande colorabilité. Or, par la suite, tantôt le karyosome se fragmente en petits et gros corpuscules dont le sort est variable, tantôt il donne naissance à des filaments chromatiques qui passent dans le cytoplasme où ils disparaissent, tantôt il y est rejeté sous la forme d'un corps pâle, très vacuolisé.

Ces recherches de Schneider, Mingazzini, Labbé, Siedlecki, Moroff, si discordantes qu'elles soient, contiennent un certain nombre de résultats en accord avec ceux que nous a fourni l'étude de la schizogonie. Par contre, nous annonçons des faits qui n'ont pas été signalés dans la sporogonie. On n'a pas décrit le rassemblement de la plus grande partie de la chromatine en un karyosome de trophochromatine qui pénètre dans le nucléole de pyrénine et détermine la formation d'un véritable noyau intranucléolaire. On ne savait que peu de chose sur l'évolution du spirème; enfin la reconstitution d'un nouveau noyau aux dépens d'une partie du premier n'était pas connue.

L'évolution nucléaire des autres Grégarines et Coccidies n'a pas été l'objet d'études aussi nombreuses et aussi approfondies que celle des *Aggregata* et la pénurie de documents rend inutile toute comparaison. Pour l'évolution du noyau des Grégariues, nous nons con-

tenterons de renvoyer le lecteur à la mise au point très précise que nous devons à Lühe (1903). Rappelons seulement que la présence de vraie chromatine dans le nucléole a été signalée par beaucoup d'anteurs, mais tandis que la plupart d'entre eux la placent dans la couche corticale du nucléole, les colorations de Montgomery (1898) semblent pronver qu'elle existe dans l'area centrale. En contradiction avec tous, Berndt (1902) trouve cette chromatine distribuée partout dans le noyan sous la forme de grains très fins. Elle existerait ainsi aussi bien dans les diverses couches du nucléole que dans le résean nucléaire. Nous ne pouvons admettre ces résultats de Berndt tont en lui reconnaissant le mérite d'avoir signalé avant nous la persistance d'un résean nucléaire achromatique durant toute l'évolution.

Mentionnons encore, et d'une façon toute spéciale, l'important travail de Siedlecki (1905) sur l'évolution nucléaire d'une Coccidie, *Caryotropha mesnili*. La jeune Coccidie sortant de la spore possède un noyau avec karyosome et résean nucléaire bien distincts. Par le progrès dn développement, le résean nucléaire s'éclaircit et une partie de sa chromatine passe dans le cytoplasme. Alors le karyosome se différencie en denx couches, nne couche corticale de chromatine qui deviendra fibrillaire et une conche médullaire vacnolaire avec grains colorables intervacuolaires. La couche corticale du karyosome se résout en filaments et restitne ainsi au réseau nucléaire sa réserve de chromatine tandis qne la zone médullaire reforme un nouveau karyosome. Dans l'évolution des macrogamètes et microgamètes, le karyosome est expulsé et dégénère.

Passant ensuite en revue les formations homologues on analognes chez les Protistes, Siedlecki montre que le karyosome de *Caryotropha* représente le macronucleus des Infusoires on les véritables chromidies de Goldschmidt, c'est à dire la réserve de chromatine spécialisée pour la vie végétative. Cependant de même que certains noyaux contiennent les deux chromatines intimement fusionnées, il y a des karyosomes où coexistent la chromatine générative et végétative (*Trypanosoma noctuae*).

Dans une note tonte récente, traitant le même sujet que Siedlecki, Moroff (1907) se place à un autre point de vue:

Il fait d'abord remarquer que d'après les dernières recherches sur la structure dn noyan, il existe sur le réseau achromatique, de la snbstance nucléolaire (plastine, pyrénine, paranncléine, etc.) dans laquelle sont englobés les grains de chromatine. Or, chromatine et snbstance nncléolaire ne sont que deux états d'une même substance, tantôt basophile, tantôt acidophile. La différence chimique entre

ces deux états est minime si même elle existe; et l'on trouve tous les passages entre nucléoles de plastine et nucléoles de chromatine. Dans l'évolution de l'*Aggregata*, on voit même le noyau tout entier d'abord fait de chromatine évoluer complètement en noyau „nucléolaire" c'est à dire en noyau ne se colorant que par les couleurs acides et ce noyau nucléolaire redevient basophile par la suite. Dans son activité fonctionnelle, le noyau ne s'accroit pas aux dépens du protoplasma, mais, au contraire, c'est le noyau qui fournit au cytoplasme les éléments nécessaires à son développement, et le nucléole est l'agent de cette élaboration de la chromatine qui, retournant dans le cytoplasme, s'y unit à d'autres éléments pour former les fibrilles nerveuses et musculaires, la substance du cartilage ou de l'os, aussi bien que les différentes secrétions. De même le vitellus, le paramylon et autres réserves cytoplasmiques, toutes les formations chromatiques du cytoplasme réunies sons le non de chromidies (Mitochondries, trophospongies, appareil réticulaire) tirent lenr origine de l'activité nucléolaire. Les grains basaux des cils, les blépharoplastes et les centrioles sont eux-mêmes des condensations de chromatine, souvent même de vrais nucléoles.

Les idées de Siedlecki comme celles de Moroff représentent un ensemble de vues théoriques, fondées sur l'observation des faits, mais les dépassant et par cela même difficilement critiquables. Quand on dit que les grains basaux des cils ou les centrioles sont faits de chromatine, on émet une idée intéressante sans être en mesure de la démontrer. De même, les notions de chromatine végétative ou trophochromatine et de chromatine transmissible ou générative (idiochromatine) peuvent avoir une utilité provisoire. Nous avons des raisons de penser qu'elles ne sont pas définitives, et, ce que nous retenons, c'est que le langage actuel est tout à fait insuffisant, car on appelle du même nom de chromatine des substances complexes en perpétuel changement. Nous ne savons même pas si elles ont le caractère commun qu'on leur attribue, celui de contenir l'acide nucléïque qui serait la cause de leur affinité pour beaucoup de coulenrs dites basiques. Le mot de chromatine, comme on l'a dit souvent, n'a qu'un sens morphologique, et c'est ainsi qne nous avons reconnu chez l'*Aggregata* un spirème de chromatine achromatique, dont la suite de l'évolution montrait l'importance et justifiait notre dénomination. Faut-il appeler idiochromatine la substance de ce spirème achromatique qui serait la chromatine transmissible? Soit. Mais alors, quand le spirème récupère sa chromaticité, on devrait lui appliquer un nom nouveau. De même pour la chromatine trophique

qui s'isolerait dans le karyosome. L'amas chromatique qui pénètre dans la sphérule de pyrénine au début de l'évolution est sans doute d'nne composition très voisine de celle des grains du réseau. Mais avec l'évolution nucléaire, cette chromatine intranucléolaire se modifie certainement. Appeler trophochromatine toutes ces snbstances qui se succèdent et se trient dans le nucléole, ce n'est pas affirmer quelque chose de précis. C'est tont au plus dire que ces substances colorables sont des formes dégradées de la chromatine première, qu'elles peuvent jouer nn rôle dans la vie végétative (prodnction des ferments et des matières dé réserve) et aussi qu'elles ne représentent plus la chromatine trausmissible, l'idiochromatine. Or justement nous n'adoptons pas cette conception trop absolue, pnisque nous croyons que le spirème achromatique (idiochromatine sous sa forme première) s'incorpore la trophochromatine au moment où il récupère sa colorabilité. Cette vue gênera sans doute les partisans de l'individualité des chromosomes. Elle ne devrait cependant pas être repoussée par les Weissmanniens qui ne se laissent pas enserrer dans des formules étroites. Qnoi de plns caractéristiqne de l'espèce, et de l'individu, quoi de plus héréditaire que le chimisme cellulaire, qu'on est conveuu d'attribuer à la trophochromatine? Sans doute l'on pent soutenir, en invoquant l'exemple des Ciliés, qne la trophochromatine dérive de l'idiochromatine dont elle s'isole; mais, puisque comme cela se passe pour tout noyan, la chromatine d'un micronuclens en division est plus colorable qu'au repos, pourquoi ne pas attribuer ce changement de chromaticité à une absorption de trophochromatine qui, par cela même, devieudrait transmissible?

Nous ne uous attarderons pas à ces points de vue théoriques. Il nous paraît plus important de montrer que l'évolution nncléaire des *Aggregata*, d'apparence si spéciale, se ramène facilemeut à l'évolution nucléaire des œufs des Métazoaires.

Les anciens autenrs avaient déjà été frappés de la ressemblance de beancoup de Sporozoaires avec les œufs des Métazoaires et l'on sait qu'ils appelaient Psorospermies oviformes les Coccidies et uu certain nombre de Grégarines monocystidées. Rhumbler (1893), R. Hertwig (1896), Labbé (1896), Cuénot (1901) ont iusisté sur l'homologie probable de l'appareil nucléolaire des Protozoaires avec la tache germinative des œnfs. Labbé en particulier s'est attaché à montrer combien les figures données par Born, Brauer, Henking, etc. pour les œnfs des Vertébrés, Hydraires on Arthropodes montrent les mêmes transformations nucléaires que les noyaux des *Aggregata* (= *Klossia*). Si uos figures sont assez différentes de celles de Labbé,

elles n'en sont pas moins confirmatives des idées qn'il a soutenues, et les recherches modernes sur les phénomènes nucléaires de la prématnration ne peuvent qn'appnyer et préciser les homologies entrevues par les anteurs précédents.

Rappelons en effet les principaux traits de cette évolution nucléaire des *Aggregata*.

Tont d'abord, comme dans nn jeune oocyte, nons avons au premier stade un noyau avec nombreux grains de chromatine et nn nncléole homogène. Puis nons voyons le réseau chromatiqne se raréfier pendant que le nncléole absorbe de la chromatine, phénomène connu dans le développement de l'oocyte, comme l'a bien montré R. Hertwig (1896). On peut d'ailleurs homologner les nucléoles doubles communs dans les œufs d'Annélides ou de Mollusqnes à ce corps karyosomien qui s'accole an nncléole de plastine avant de se confondre avec lui. Sans donte le nncléole de l'*Aggregata* atteint une complexité de strnctnre inconnue jusqu'ici, mais nous ferons remarquer que Lubosch (1902) et Mlle Loyez (1905) décrivent et figurent des „nucléoles capsulaires" pareils à ceux que montrent nos préparations à l'hématoxyline au fer. Les nncléoles de ces œnfs, colorés par la méthode de Mann, révéleraient pent-être le réseau de linine et les deux sortes de grains (trophopyrénine et pyrénine) qne nous avons reconnns dans l'aire médullaire des nucléoles d'*Aggregata*.

Les premiers stades de la formation dn spirème sont conformes aux faits observés par plusienrs antenrs et entre antres par Jordan (1907) dans nne note tonte récente. Chez les Echinodermes, Jordan observe un spirème délicat, qui se contracte en un peloton dense au voisinage dn nucléole (synizesis de Mac Clung). Ce sont exactement les stades que nons représentons (fig. 18, 19). Durant ces phénomènes, on a noté également les changements de chromaticité du spirème ou des chromosomes, et, si nous ne ponvons signaler ancune description de l'union d'nn spirème chromatiqne d'origine nucléolaire avec nn spirème achromatiqne provenant dn résean nucléaire, c'est pent être parce que nous connaissons mal la bibliographie étendne des phénomènes de prématuration dans l'oogenèse. En tout cas, on a sûrement observé des phénomènes comparables. On sait très bien depuis Carnoy et Lebrun (1897—98) que les nncléoles se résolvent en filaments ressemblant étrangement à de conrts spirèmes chromatiqnes ou chromosomes. Le fait en lni-même n'est pas discuté et seule l'interprétation qn'en ont donnée ces antenrs a été vivement attaqnée. Or, si les opinions sont très partagées, il n'en reste pas moins probable comme l'a soutenu R. Hertwig (1896—98) qne le nncléole

joue un rôle important dans la formation des chromosomes et leur fournit une grande partie de la matière chromatique qu'il détenait en réserve.

Dans une note préliminaire (1907), nous avons comparé cette union des spirèmes chromatiques et achromatiques à une karyogamie sexuelle, mais sans attacher à cette idée une importance théorique. Nous avons seulement voulu rappeler que chez les Protistes, on a déjà signalé l'hyperchromaticité de la chromatine mâle et l'hypochromaticité de la chromatine femelle, par exemple chez *Trypanosoma noctuae* (Schaudinn 1904) chez les *Monocystis* du Lombric (Brasil 1905), chez les Actinomyxidies (Caullery et Mesnil 1906), chez les Hémogrégarines (Prowazek 1907)[1]), et, au surplus, les pronucleus mâle et femelle des Métazoaires présentent généralement ces caractères distinctifs. Cette comparaison nous a été aussi suggérée par les résultats de Siedlecki (1898 b) qui note aussi l'hyperchromaticité de ce qu'il considère comme chromatine mâle. Or, d'après Moroff, la fécondation n'existerait pas au stade où la place Siedlecki de sorte que ce dernier aurait eu affaire, chez le gamonte d'*Aggregata*, à des phénomènes chromatiques analogues à ceux que nous décrivons chez le schizonte.

On n'a pas non plus décrit chez les Métazoaires la reconstitution d'un petit noyau au repos aux dépens du premier noyau. Cependant, si imprévu que soit ce stade qui n'est pas douteux, des phénomènes bien connus lui sont comparables.

Et, en effet, le stade qui précède la reconstitution, c'est-à-dire la concentration des chromosomes dans une zone nucléaire centrale a été décrit nombre de fois dans les œufs à gros vitellus et nous renvoyons le lecteur aux belles images qu'en donnent Mlle Loyez et Lubosch. Le „corps central" de ce dernier auteur, c'est à dire la condensation des chromosomes sur la partie centrale du réticulum nucléaire qui est très fin et très dense, n'est pas loin d'être un nouveau noyau au centre du premier, et nous trouvons expulsée par ce mécanisme la plus grande partie du karyoplasme avec tous les nucléoles, de la même manière que chez l'*Aggregata* (Cf. notre Pl. V fig. 22, 23 aux fig. 15a, 17a de Lubosch). Quand cette concentration des chromosomes n'est pas très visible durant les phénomènes de prématuration, le rejet dans le cytoplasme de la plus grande partie du noyau ne s'en effectue pas moins au moment de la première mitose de réduction.

[1]) Brandt (1885) a également signalé ces différences de chromaticité chez les anisospores des Radiolaires, qui sont probablement des gamètes.

L'œuf de *Cerebratulus* étudié par Kostanecki (1902) et celui de *Chaetopterus* (Lillie 1906) en fouruissent une belle démonstration.

Enfin là où ces phénomèues ne paraisseut pas exister, par exemple chez les Mammifères, ou en retrouve, semble-t-il, les équivalents dans les trausformations successives de la chromatine. Les recherches de Winiwarter (1900) uous .out appris que dans le développemeut de l'oocyte du lapin, le noyau a d'abord un réseau chromatique (uoyau deutobroque), puis apparaissent un spirème délicat et des chromosomes (uoyaux leptotène, synaptène, pachytène, diplotène) qui n'aboutissent nullement à la constitution d'une mitose, mais à la formatiou d'un nouveau réseau (noyau dictyé). N'est-il pas permis de peuser que ce uoyau dictyé correspond au petit noyau de recoustitutiou des *Aggregata*?

Cet ensemble de faits moutre combien l'évolution nucléaire de l'*Aggregata* durant la croissance est comparable à celle d'uu œuf de Métazoaire. Sans doute les phéuomènes ne sont pas entièrement superposables et c'est seulement dans l'évolutiou d'autres Protozoaires qu'on les trouverait identiques. Cuénot (1901) semble avoir vu chez Diplocystis la reconstitution d'uu petit noyau ou micronucléus aux dépens du premier noyau. Le phénomène reste cependant incertain par ce qu'il u'a pas été suivi sans lacuues. Eu revauche, Schaudinn (1905) nous donne de la formation des noyaux sexuels chez *Amœba coli* uue description qui coucorde avec ce que nous observons chez les Grégarines des Céphalopodes. Son texte, malheureusement trop bref et qu'aucuue figure ne précise, peut s'appliquer entièrement à l'évolution nucléaire d'*Aggregata eberthi*. Mais pourquoi parler, comme Schaudinn, de chromidium karyogène? C'est la formatiou même du petit noyau qui détermine le rejet du chromidium et non le chromidium qui donne naissance au noyau.

Quant à la constitution de la première mitose, elle n'est pas la même qu'une mitose d'œuf de Métazoaire, et ce qui est surprenant, c'est qu'elle y ressemble autant. Nous retrouvons d'abord chez l'*Aggregata* l'émigration du noyau à la périphérie, en un point que nous pouvous appeler le pôle germinatif. Il se produit eu ce point une légère invaginatiou et Kostanecki en signale uue pareille dans l'œuf de *Cerebratulus*. En outre, dans cette première mitose d'*Aggregata*, le fait le plus remarquable est la trausformation du noyau réticulé en chromosomes doubles, formés soit de deux filameuts parallèles entièrement distincts, soit de filaments recourbés en U comme dans les noyaux diplotènes. Ou est bieu tenté dès lors de penser à une mitose de réductiou et cela d'autant plus que la deuxième mitose suit la

première sans stade de reconstitution de noyau au repos. Mais alors la réduction chromatique ne pourrait plus se passer là où la place Poehler (1904) chez les Grégarines et le gamonte dans toute son évolution n'aurait que des noyaux réduits, tel le gamétophyte d'une Cryptogame vasculaire.

Nous ne sommes pas en mesure de nous prononcer sur cette question importante. Il nous a paru qu'elle ne pouvait être traitée que par l'étude simultanée du schizonte et du gamonte, d'autant plus que Siedlecki, chez le gamonte, décrit et représente des chromosomes analogues à ceux que nous trouvons à la fin de la schizogonie.

V. La multiplication des noyaux et la formation des schizozoïtes.

Historique.

Sur l'évolution schizogonique du kyste des *Aggregata* à partir de la première mitose, nons n'avons que des données très incomplètes. Frenzel (1885 a), qui, le premier, décrivit les kystes mûrs, s'est complètement mépris sur leur développement. Il considère en effet les kystes gymnosporés cœlomiques comme le terme de l'évolution de kystes intestinaux renfermant plusieurs Grégarines. Il fait naître ainsi les germes du contenu grannleux de ces Grégarines enkystées dont les membranes se résorbent peu à peu et croit en outre qu'ils apparaissent, non pas simultanément, mais au fur et à mesure de la résorption du reliquat. C'est là une erreur grave puisqu'elle conduirait à rapprocher ces êtres des Sarcosporidies. En somme, il n'a vu que le stade final, le kyste rempli de schizozoïtes, et la description qu'il en donne est inexacte. Le noyau des germes n'est pas bien représenté et la destinée des reliqnats est méconnue.

Daus les deux notes où nous décrivons des espèces nouvelles d'*Aggregata* (Léger 1901, Léger et Duboscq 1903) nous attribuons également à une même espèce de Grégarine les kystes cœlomiques et les Grégarines intestinales et nous pensons que les kystes cœlomiques proviennent d'une conjugation. Cependant, nous représentons correctement des stades végétatifs nninucléés déjà cœlomiques avec cytoplasma chargé de paramylon et des kystes mûrs montrant la disposition radiaire des schizozoïtes autour des reliquats.

Digitized by Google

C'est à Geoffrey Smith (1905) que revient le mérite d'avoir indiqué les grandes lignes de l'évolntion des kystes. Il montre qn'il n'y a pas trace de conjugaison, la Grégarine cœlomiqne ne possédant qn'nn seul noyau au débnt de la sporulation. Ce noyau se divise et donne à la périphérie du kyste un cercle de noyaux qni, au débnt, ne prennent pas les colorants nncléaires, mais récupèrent pen à pen lenr colorabilité an fur et à mesure de leur multiplication. Lorsque toute la surface dn kyste est couverte de petits noyaux, des invaginations se produisent en divers points et conduisent à la formation d'anneaux de noyaux, disposés autour d'îlots de substance résiduelle. Les sporozoïtes se forment anx dépens de ces anneanx et l'anteur pense qn'après la rupture du kyste, ils deviennement libres dans la cavité générale du Crabe, où ils changent de forme et de structure.

Nous avons confirmé dans des notes récentes (1906 [a], 1906 [b]) les principaux résultats de G. Smith. Il importe maintenant de les compléter.

Mnltiplication des noyaux.

Nous avons admis, dans le chapitre précédent, que les deux premiéres mitoses se succédaient sans stade de repos en raison de l'extrême précocité du dédonblement des figures centrosomiennes (Pl. V fig. 26). Nous ne pouvons toutefois donner la preuve de cette assertion qui reste hypothétiqne, car il est bien difficile de réunir tons les stades qui montrent sans lacnnes comment se déroulent ces phénoménes fugitifs. En tont cas, on peut affirmer que ces deux premiéres divisions se snccèdent très rapidement et que, à la suite de la deuxiéme, les noyanx reviennent an repos en présentant nne strncture très particulière. Ils sont à peu prés entièrement achromatiques et d'autant plus difficiles à distinguer que le cytoplasme germinatif, chargé de grains chromidiaux, est plus coloré qn'eux. Situés à la périphérie, ils sont allongés dans un plan paralléle à la surface et toujours extrêmement irréguliers, bosselés, comme amœboïdes, exagérant ainsi la forme du noyau de reconstitution. Une membrane mince les limite, et, à leur intérieur rempli d'un suc légérement acidophile coagulé en masse homogéne, on perçoit nn réseau dense délicat, à peine colorable, avec des épaississements anx points d'entrecroisements des mailles, qui sont étirées dans le sens de la plus grande longueur de noyau, c. à. d. parallèlement à la surface de la Grégarine. Comme corpuscules chromatiques, nn certain nombre de karyosomes (de 3 à 6 en moyenne) souvent rangés en ligne selon le grand axe du noyau (Pl. VI fig. 27).

A ce stade, le cytoplasme de la Grégarine possède la structnre qu'il conservera durant la plus grande partie de l'évolution du kyste. Très dense dans la mince conche périphérique, il est, dans tout le reste de la cellule, composé d'alvéoles larges déterminés par les grains de paramylon dont il est bonrré. Les mailles de ces alvéoles paraissent faites d'une substance hyaline, l'alvéoline de Frenzel, dans laquelle sont inclus des microsomes cytoplasmiques peu colorables et des grains sidérophiles chromidianx qui, par places, sont groupés en amas denses (Pl. VI *m* fig. 28). Ces grains chromidiaux sont généralement nombreux dans la zone périphérique, puis autour des noyaux, et enfin, çà et là, en des plages isolées qui sont tellement chromatiqnes qu'elles simulent des noyanx amœboïdes on mal fixés. On ne confondra pas avec ces grains chromidiaux, des sphérules plns grosses, réfringentes, se teignant en gris par l'hématoxyline ferrique, répandues dans tout le cytoplasme et qui semblent être la trophopyrénine expulsée du noyau. Enfin, en une certaine zone superficielle, qui parait correspondre surtout aux points où la membrane est soulevée et plissée, on aperçoit des petites élevnres très sidérophiles (Pl. VI *e* fig. 27). Il est possible qne ces formations existent sur toute la surface et qu'elles ne soient ainsi rendues visibles qu'aux points où leur coloration a été facilitée par le soulèvement de la membrane, mais nous ne pouvons l'affirmer. Qnant à lenr signification elle reste énigmatique. Pent-être représentent-elles des rejets de matière chromidiale correspondant à nne sorte d'épnration nucléaire, car nous ne les voyons qu'après les premières mitoses.

Lorsqne les premiers noyaux que nous venons de décrire vont entrer en division, les centrosomes, invisibles à l'état de repos, deviennent très apparents (Pl. VI fig. 29). Ils ont nne forme conique ou en mamelon avec un centriole à lenr sommet et, à de forts grossissements, paraissent striés. Les mitoses semblent s'effectuer comme la première. On ne voit pas d'autres fibres fusoriales qne celles qui portent la chromatine et les chromosomes sont des filaments moniliformes, parfois d'aspect moussu, et de longueur inégale. Parmi ceux-ci, il y en a toujours un beaucoup plus long que les autres et qni ne se coupe que tardivement après l'écartement complet des noyaux-fils. Nous l'appelons chromosome axial et nons le verrons avec plus de netteté dans les mitoses suivantes (Pl. VI fig. 29, 34).[1])

[1]) Nous croyons que les chromosomes sont au nombre de 5 daus ces mitoses, mais nous ne pouvons l'affirmer.

Digitized by Google

Durant toute la division, le karyoplasme persiste sous la forme d'une plage homogéne, légèrement acidophile, dans laquelle sont plongés les chromosomes et un certain nombre de karyosomes qui se retrouvent dans les noyaux-fils. Cette mitose primitive est donc bien intermédiaire entre la division directe et la division indirecte. Fait important, les chromosomes en se formant récupèrent une assez grande chromaticité (exagérée toutefois sur la figure). Ils ne représentent donc pas seulement les éléments du réseau nucléaire orientés et étirés. Ils possédent en plus une certaine quantité de chromatine, récupérée à la façon des chromosomes d'une mitose de métazoaire, et on est tenté d'admettre qu'ils l'empruntent à certains karyosomes du noyau au repos. Ceux-ci se trouveraient ainsi peu à peu absorbés par les mitoses successives et leur disparition progressive vient en effet à l'appui de cette maniére de voir. Notons aussi que les chromidies, très abondantes dans les premiers stades, disparaissent peu à peu au cours de l'évolution du kyste, ce qui nous porte à penser qu'elles fournissent également aux noyaux un apport de matière chromatique.

Tous les noyaux issus des premières mitoses restent d'abord périphériques (Pl. VI fig. 30) et ainsi se trouve réalisé un stade que l'on peut comparer au blastoderme d'un Arthropode, comparaison déjà faite par Grassi (1900) pour un stade analogue du *Plasmodium* de la Malaria. Ces noyaux, nombreux, sont assez régulièrement distribués à la surface et possédent un centrosome bien visible, car il est plus coloré que la plupart des grains nucléaires. Ce centrosome se montre comme une petite saillie placée immédiatement au dessus du noyau au repos et au dessous de la membrane.

Les noyaux sont déjà devenus plus colorables et contiennent, à côté d'épaississements du réseau encore très peu chromatiques, des grains de chromatine assez fortement sidérophiles et de grosseur variable. On n'en trouve plus cependant qui méritent vraiment le nom de karyosome. En raison de l'abondance des chromidies périnucléaires, certaines préparations démontrent mal la limite de ces noyaux, dont la membrane, trés mince, ne parait être que l'extension de l'archoplasme centrosomien autour du réseau chromatique, ainsi qu'on le verra plus nettement aux stades suivants.

C'est alors qu'en divers points de la Grégarine qu'il est difficile de préciser, apparaissent des invaginations étroites, toujours bordées de noyaux. Il en résulte que les noyaux, en se multipliant, restent toujours en contact avec la surface libre sur laquelle proéminent les cônes centrosomiens avec leurs centrioles apicaux. Comme ces

invaginations s'enfoncent dans le cytoplasme selon un trajet sinueux on ne les suit pas entièrement sur une seule coupe qui n'en montre souvent qu'une section transversale (Pl. VI fig. 31).

Dès lors, la multiplication nucléaire se poursuit activement selon le mode de mitose déjà décrit. Le noyau qui se prépare à la division semble un filament moniliforme enroulé. A cette phase de spirème (qui n'est pas certaine, car il est difficile d'affirmer la continuité du filament) succède l'écartement en deux étoiles-filles c. à. d. l'anaphase dans laquelle on a deux rosettes composées de quelques chromosomes moniliformes dont la plupart sont courts, un ou deux plus longs et enfin un long chromosome axial caractéristique, unissant les deux noyaux-fils jusqu'à leur reconstitution presque complète.

Ce que nous appelons chromosome axial est, peut-être, le fuseau central de Schaudinn et de beaucoup de protistologues, terme équivoque pour une formation qui n'est pas d'origine centrosomienne comme le fuseau central des mitoses de Métazoaires et qui nous paraît de même nature que les autres chromosomes. Nous devons toutefois faire remarquer que l'appellation de „chromosome axial" semble impliquer que ce chromosome d'union occupe l'axe de la figure de division alors qu'en réalité il est orienté comme les autres chromosomes. On pourrait dire plus exactement que tous les chromosomes sont les amorces d'un fuseau chromatique discontinu dont le chromosome axial est la seule fibre continue. Il est déjà d'ailleurs bien représenté comme tel par Siedlecki (1898 b) dans les mitoses des stades homologues de la gamogonie.[1])

Formation des schizozoïtes.

Le progrès du processus d'invagination a pour résultat de déconper en quelques gros cordons bordés de noyaux, le cytoplasme de la Grégarine (Pl. VI fig. 32). Mais comme les invaginations se rejoignent, les cordons sont bientôt à leur tour divisés en îlots ou bondins (Pl. VI fig. 35) toujours converts de noyaux. La multiplication nucléaire est alors terminée. Chaque noyau avec son centrosome deviendra le centre de formation d'un schizozoïte et les schizozoïtes en se développant vont rayonner autour des îlots cytoplasmiques comme les pétales d'une fleur (Pl. VI fig. 36).

Au cours des divisions qui se succèdent, les noyaux ont peu à

[1]) Ces lignes étaient écrites avant la publication du mémoire de Schellack (1907). Voir notre Post-scriptum.

peu récupéré leur chromaticité. Encore très pâles au début de invaginations, ils apparaissent en effet, après la formation des cordons serpentiformes, chargés de cette chromatine excessivement colorable qui caractérisera le schizozoïte.

L'individualisation des schizozoïtes commence dés que cesse la multiplication nucléaire c. à. d. dès l'apparition des cordons serpentiformes. A ce stade tous les noyaux sont surmontés d'un petit cône de substance archoplasmique réfringente qui s'accroit peu à peu (Pl. VI fig. 35). La région apicale de ce cône centrosomien est sidérophile et correspond sans doute à une condensation plus grande de la substance archoplasmique dans laquelle on peut toujours colorer un grain simple ou géminé qui est le centriole. De ce grain part un axe faiblement colorable se perdant dans la chromatine du noyau. Celle-ci est disposée en un réseau grossier entouré plus ou moins complètement par la substance archoplasmique. Il semble que l'on ait déjà là une petite cellule dont le cytoplasme est encore si réduit qu'on ne distingue que le noyau et le centrosome, ou même qu'il n'y ait pas d'autre cytoplasme que l'archoplasme. Cependant cette petite cellule n'est pas limitée du côté du reliquat cytoplasmique dont elle peut absorber directement certaines substances sans filtration osmotique.

Les premiers stades de croissance du schizozoïte paraissent ainsi un phénomène d'accroissement du cône archoplasmique, et quand le schizozoïte est à demi-formé (Pl. VI fig. 35) toute la partie distale libre, ébauche du corps de l'élément, semble encore réduite à l'archoplasme. A ce moment on distingue plus nettement la différenciation axile, colorable. Peu à peu, pendant l'allongement qui continue, se forme du cytoplasme ordinaire et le schizozoïte atteint progressivement sa forme définitive.

Un schizozoïte dont le développement est à peu près achevé (Pl. VI fig. 37) est un corpuscule allongé, arqué, dont la partie cytoplasmique occupe une plus grande étendue que la partie nucléaire. On y distingue en avant, c'est à dire à l'extrémité de la région distale, un petit mucron clair, finement granuleux, surmontant une zone réfringente en cône surbaissé, l'archoplasme, qui est légèrement sidérophile. Ainsi cette extrémité antérieure du schizozoïte qui sera la partie la plus contractile et la plus mobile est entiérement archoplasmique, fait à rapprocher de la formation des myonèmes et du flagelle de *Trypanosoma noctuae* aux dépens d'un fuseau de division (Schaudinn 1904).

En arrière de l'archoplasme, vient la zone cytoplasmique pure avec un amas de granulations sidérophiles qu'une vacuole sépare du noyau. Sur certaines préparations, ces granulations simulent un

second noyau moins colorable au dessus du vrai noyau hyperchromatique. Elles sont sans doute issues du noyau et, s'il en est ainsi, le cytoplasme de cette jeune cellule tirerait son origine du complexe noyau-archoplasme. La région postérieure du schizozoïte est à peu près entièrement occupée par le noyau très allongé, composé d'un réseau de chromatine très vivement colorable et ne montrant ni membrane, ni linine, ni nucléole de plastine. Le schizozoïte adhère au reliquat par un pédicule court, mais large, de cytoplasme dense, et il ne s'en détache qu'après la disparition du paramylon de la Grégarine mère.

Tant que les schizozoïtes restent attachés au reliquat, leur évolution ne doit pas être considérée comme terminée, bien que déjà ils soient sans doute capables de se développer dans le Céphalopode qui les absorbe. Le stade ultime est caractérisé par le détachement des schizozoïtes du reliquat et leur éparpillement dans le kyste, où ils se groupent souvent en faisceaux. Le reliquat représenté par des sphères granuleuses et alvéolaires est alors très réduit par suite de la disparition du paramylon et refoulé vers l'un des pôles du kyste (Pl. VI fig. 41).

Ces schizozoïtes libres mesurent en moyenne 11 μ de long sur 1 μ 8 de large dans l'espèce qui nous occupe. Leur structure est la même que lorsqu'ils sont encore attachés aux reliquats, à cela près que la chromatine de leur noyau est plus condensée. Ils montrent avec netteté une différenciation axile sidérophile naissant de la zone centrosomienne pour se terminer au niveau de la vacuole qui surmonte le noyau (Pl. VI fig. 40), tandisque les grains chromidiaux sont en voie de résorption. Notons que ces détails ne sont visibles que dans quelques préparations. Il serait, en conséquence, imprudent d'en préciser l'ordre évolutif et de dire, par exemple, que les grains chromidiaux ont contribué à former l'axe sidérophile du schizozoïte mûr.

En décrivant le développement du schizozoïte, nous avons laissé de côté les transformations du cytoplasme grégarinien et de la membrane kystique. C'est qu'à la vérité elles sont minimes. Pendant toute cette évolution, le cytoplasme conserve à peu près la même structure et on décèle la présence de paramylon jusqu'à la formation complète des schizozoïtes. Seules, des sphérules sidérophiles à contour irrégulier et que nous croyons être des produits d'excrétion, paraissent plus nombreuses. Mais ce n'est peut-être là qu'une apparence due à ce que, le paramylon etant peu à peu absorbé pour la nutrition des schizozoïtes, les grains d'excrétion deviennent plus visibles et se tassent à mesure que se condense le reliquat.

Digitized by Google

Dès le début des invaginations (Pl. VI fig. 31) la membrane du kyste acquiert une certaine indépendance et, sur plusieurs points, paraît se détacher du cytoplasme qui l'enveloppe. En tout cas elle ne participe jamais aux enfoncements et découpements de l'organisme. Dans les premiers stades, elle apparaît chez les Grégarines à membrane épaisse (Grégarines mâles?) comme une membrane homogène à double contour. Puis, sa face interne devient plus colorable, se différencie et tend à s'isoler par délamination (Pl. VI fig. 31). On a alors une paroi interne très mince qui s'applique toujours étroitement sur la Grégarine en développement et, aux stades terminaux, se détache complètement de la paroi externe, laquelle se confond avec le revêtement de phagocytes qui l'épaissit (Pl. VI fig. 35, 36).

Les deux sortes de schizontes et les Grégarines à membrane mince.

Nous avons fait remarquer dans les chapitres précédents que, dans nos infections artificielles, nous obtenions côte à côte deux types de schizontes: les uns petits à membrane épaisse (peut-être des formes mâles) que nous avons pris comme exemple dans notre étude de la schizogonie, et les autres grands, à membrane mince, qui sont peut-être les formes femelles. La multiplication nucléaire qui préside à la schizogonie paraît se passer de la même façon chez les deux sortes de schizontes et les différences entre les deux évolutions ne sont fonction que des différences de volume des parasites.

Chez les Grégarines à membrane mince qui sont beaucoup plus grosses que les Grégarines à membrane épaisse, les invaginations qui suivent le stade de pseudoblastoderme sont plus nombreuses et les cordons serpentiformes plus complexes. Ces lobulations et découpements aboutissent à la formation de 15 à 25 gymnospores ayant chacune la taille et l'aspect de celles des Grégarines à membrane épaisse (Pl. VI fig. 39). Toutefois les schizozoïtes paraissent avoir quelques caractères spéciaux. De même longueur que les autres (10 à 11 μ) ils sont un peu plus larges, d'où leur aspect plus trapu. Leur noyau également postérieur sans être moins long est aussi plus large et, par conséquent, plus volumineux. Enfin c'est surtout chez ces schizozoïtes que nous avons vu avec une grande netteté la différenciation axile sidérophile, décrite plus haut.

VI. Evolution abortive des Aggregata de la Seiche chez les Portunus et autres Crustacés décapodes.

Comme nous l'avons vu, l'*Aggregata eberthi* se développe indifféremment dans le *Portunus arcuatus* [Leach] et le *Portunus depurator* [Penn]. Il en est sans donte de même chez *Portunus holsatus* [Fabr.], où nous avous noté la réussite complète d'infections datant de 15 jours ou moins. Cependant, parmi les nombreuses Grégarines qui poursuivent leur développement dans ces hôtes favorables, certains individus succombent, et nous devons rechercher la cause de leur mort.

De la mauvaise qualité des germes il ne peut être question; toute spore qui s'ouvre est mûre et met en liberté des sporozoïtes bien vivauts, et daus uos expériences nous avons toujours vérifié le succés du début de l'infection en constatant la présence de valves des spores ouvertes parmi les excréments. Or, avec ces coques vides, on observe des sporozoïtes libres rejetés au dehors. Ainsi tous les germes mis en liberté ne pénétrent pas dans l'épithélium. Ces sporozoïtes expulsés sont-ils paralysés ou tués par l'action du suc intestinal? Non, car ils sout mobiles et nous devons penser plutôt qu'ils sout sortis de la spore trop tard, quand les résidus alimentaires ont déjà gagné le rectum, ce qui ne demande que quelques heures chez un animal affamé.

Si l'infection réussit mal, et cela arrive assez souvent pendant l'hiver, la cause n'eu doit pas être attribuée à cette expulsion des sporozoïtes qui u'est jamais complète. On n'expliquerait pas uou plus l'insuccès par la dégénérescence des germes dans l'épithélium où ils pénétrent. En admettant que cette dégénérescence existe chez les *Portunus*, ce qui reste possible, elle n'a pas l'importance qu'elle prendra chez certains Crustacés comme *Inachus*, dont nous parlerons tout à l'heure. Ce qu'il semble, c'est qu'il y ait deux moments critiques dans l'évolutiou des Grégarines chez les *Portunus*: le début de la croissance et le début de la multiplication nucléaire.

Au début de la croissance, on voit des jeunes Grégarines déjà larges de 7 à 8 μ, mais n'ayant pas plus de 16 μ de lougeur, qui sont englobées par des phagocytes dans le tissu périintestinal où elles se sont installées. Le parasite a son cytoplasme fiuement granuleux sans inclusious et le noyau est réduit à un gros karyosome vacuolisé au centre et entouré d'une auréole claire. Un phagocyte est étroitement adhérent au parasite et parait même confondre son cytoplasme avec lui, tandis que d'autres phagocytes

appliqués les uns sur les autres en écaille d'oignon, l'enkystent à la façon ordinaire (*k* fig. 6 texte). Au bout de peu de temps, le parasite n'est plus reconnaissable et se trouve réduit à une masse hyaline, rendue très colorable par la substance du karyosome qui l'infiltre.

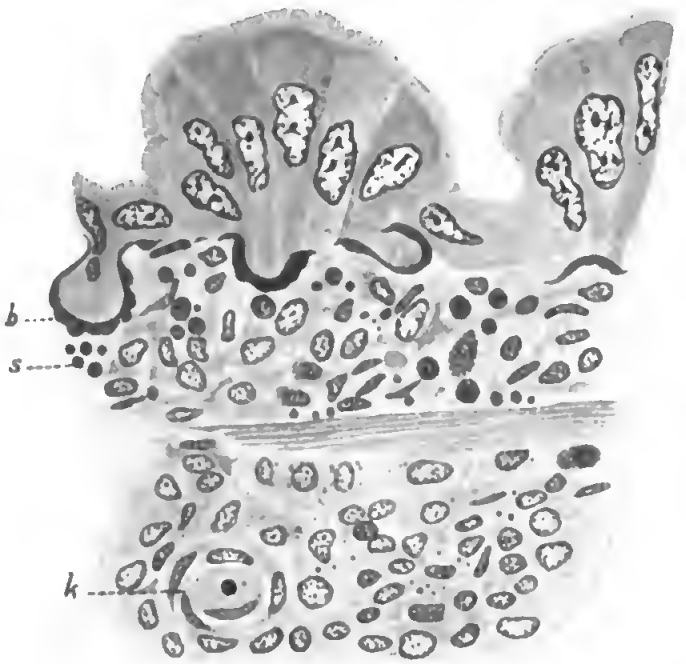


Fig. 6.

Fragment de coupe de l'intestin moyen de *Portunus depurator* (Leach) au moment de la dégénérescence de la basale. × 850.
b basale; *s* sphérules de dissolution de la basale; *k* début de kyste phagocytaire.

Vers la fin de la croissance, et surtout au début de la multiplication nucléaire, les Grégarines peuvent être atteintes d'une dégénérescence dont nous n'avons pas suivi toutes les phases. Elle semble d'abord limitée à la périphérie, qui, frappée de nécrose, devient brunâtre et finalement — sans doute après un envahissement par les leucocytes qui digèrent le paramylon et subissent eux-mêmes la nécrose —, la Grégarine est transformée en blocs et grumeaux d'une matière pigmentaire résiduelle. On ne trouve pas autour de ces Grégarines en régression l'enveloppe kystique de phagocytes qui caractérise la dégénérescence des jeunes stades.

Quelle est la cause de ces dégénérescences?

Un fait à noter d'abord, c'est que durant tout le stade de croissance, la Grégarine qui se développe normalement reste libre dans

les cavités du tissu conjonctif et n'attire pas les phagocytes. Pour devenir leur victime elle doit être déjà malade et altérée. En revanche, quand la croissance est terminée, un certain nombre de globules sanguins — globules sans granulations ou globules à granulations éosinophiles — s'appliquent sur la surface du parasite et doublent sa membrane d'une enveloppe kystique, qui reste longtemps tres mince et ne s'épaissit qu'autour des vieux kystes. C'est que, durant la croissance, la Grégarine a des échanges actifs avec le milieu dont elle tire sa nourriture, et ses excrétions éloignent sans doute les amœbocytes. A la fin de la croissance, sa membrane devient probablement moins perméable et le parasite reste sans action vis-à-vis des globules sanguins qui l'englobent comme ils feraient d'un corps inerte. De là un moment critique, pour peu que la venue des phagocytes détermine un trouble de nutrition.

Fig. 7.

Photogramme d'une coupe d'Intestin de *Portunus depurator* L. après infestation d'*Aggregata* datant de 40 jours.

La plupart de ces remarques ont été déjà faites au sujet du développement gamogonique des Eugrégarines et en particulier par Cuénot (1901) et par nous (1902) pour *Diplocystis major*, la Grégarine cœlomique du Grillon domestique.

Les phagocytes n'entrant en action qu'après une altération des Grégarines qu'ils n'ont pas causée, comment expliquer alors ce début

de dégénérescence de certains parasites chez l'hôte où ils peuvent normalement se développer? Peut-être faut-il l'attribuer à un certain état d'inanition, à un défant de nutrition. En effet, durant l'hiver, époque où les *Portunus* en captivité se nourrissent très mal, les dégénérescences sont nombreuses. Et on les trouve nombreuses aussi, même dnrant la belle saison, qnand des *Portunus* richement infestés n'ont pas l'alimentation nécessaire.

A ce propos, nous devons insister sur les curieux phénomènes de compression que subissent les Grégarines dans les infections intensives. Le succès des expériences est parfois si complet qu'autour de l'intestin s'étagent 10 à 15 couches de Grégarines dn même âge (fig. 7 texte). Elles sont si tassées et si serrées, qu'au lieu d'être ovoïdes, elles deviennent polygonales, ou bien s'allongent à un pôle en pain de sucre, ou bien sont retrécis au milieu en bissac, prenant, en un mot, les formes irrégulières que peuvent déterminer des pressions inégales et réciproques. On remarque avec surprise que le noyau de ces Grégarines comprimées, toujours situé loin de la membrane,

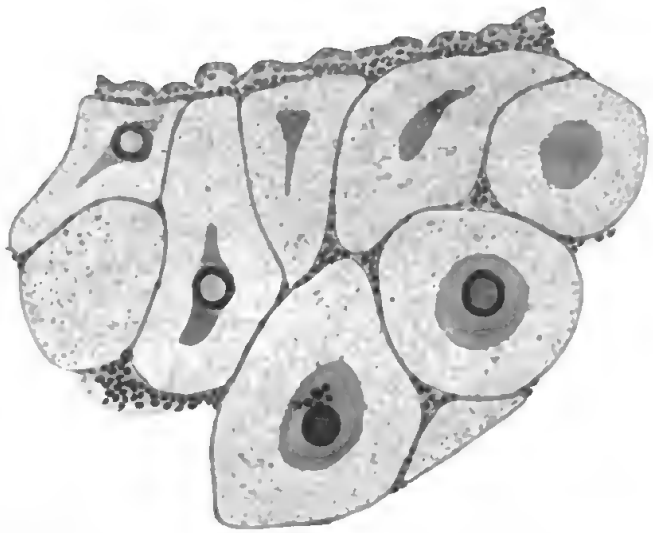


Fig. 8.
Coupe partielle d'intestin de *Portunus depurator* L. après infestation intensive. Grégarines comprimées montrant les déformations nucléaires.

au centre de figure du parasite, supporte rigourensement les mêmes pressions qne la surface et en reproduit exactement les déformations. Seul le nucléole, à forte tension superficielle, garde sa forme sphérique (fig. 8 texte).[1]) Giardina (1903) a étudié dans les cellules des Méta-

[1]) Beaucoup d'antres espèces de Grégarines présentent à certains stades, des déformations nucléaires. En particulier, beaucoup de sporadins ont des noyaux

zoaires et particnlièrement dans les œnfs, des cas de déformation nncléaire comparables et l'explication qu'il en donne est valable pour les Grégarines. Ici, tont comme dans les œnfs chargés de vitellus, le cytoplasme se trouve bourré de sphérnles de paramylon presqne solides, incompressibles, et comme le noyau, corps visqneux sans membrane différenciée, n'a pas de pression interne supérieure à celle du milieu qni l'entoure, il reprodnit entièrement les déformations subies par ce sac de balles résistantes qn'est la cellule grégarinienne

Il semblerait à priori qne de fortes déformations devraient gêner le développement des parasites qui les subissent et on pourrait leur attribuer les dégénérescences dont la cause reste obscure. Mais un examen attentif montre qu'il n'en est rien. Les Grégarines déformées et comprimées restent vivantes jusqu'à la fin de leur développement tandis que la plupart des Grégarines nécrosées ont conservé nne forme régulière.

Si l'on ne craignait pas le paradoxe, on dirait même que les Grégarines se développent d'antant mienx qn'elles sont plus nombreuses et plus serrées. Et en effet c'est à peine si quelqnes phagocytes très comprimés peuvent s'insinuer entre elles. Par là même elles échappent au stade critique de la fin de la croissance. En revanche, pour que lenr développement soit assuré, le *Portunus* doit absorber une nourriture très abondante. Que cette nonrriture fasse défaut, le parasite sentira le désavantage de la vie en société. C'est pour cela sans doute que dans certains infections intensives — pas dans tontes — on trouve à la fin de l'évolution nne proportion assez grande de Grégarines dégénérées.

Les *Aggregata* de la Seiche qui se développent indifféremment, comme nous venons de le voir, chez divers Portunidés, ne paraissent pas réussir à évoluer chez *Portunus puber* [L.] que l'on ne trouve d'ailleurs jamais infesté dans la nature.

A Roscoff, nous avons fait manger des estomacs de Seiche à plnsieurs *Portunus puber*. La digestion se passe vite chez ces animaux quand ils sont affamés. Moins de 5 heures après l'absorption, ils expulsent un long tube de matières fécales contenant les spores d'*Aggregata*. Beaucoup de ces spores sont ouvertes et parmi leurs valves vides, on rencontre des sporozoïtes vivants rejetés avec les

cubiques (*Frenzelina*) ou fusiformes (*Selenidium*) résultant d'un aplatissement dans le sens du grand axe de la Grégarine. De telles déformations expriment encore le peu de résist[illegible] du noyau aux pressions qu'il supporte.

excréments. Dans l'intestin, les sporozoïtes en liberté sont peu nombreux, sûrement moins nombreux que dans les *Portunus depurator* soumis aux mêmes expériences. Le suc digestif des *Portunus puber* est-il moins actif? Ou bien le temps moins long pendant lequel les aliments sont en contact avec ce suc suffit-il à expliquer cette première cause de résistance à l'infection? Des expériences plus précises que les nôtres pourraient seules répondre à ces questions.

Quoiqu'il en soit, il y a néanmoins début d'infection, et pourvu qu'on ouvre le *Portunus* moins de 10 jours après l'absorption des kystes sporulés, on trouvera des jeunes stades d'*Aggregata* dans le tissu lymphoïde périintestinal. Mais, en même temps, on remarquera un grand nombre d'enkystements phagocytaires de défense, avec stades de début de dégénérescence des Grégarines, tels que nous en avons décrit chez le *Portunus depurator*. Nous ne croyons pas que dans le *Portunus puber*, les jeunes *Aggregata* puissent dépasser la taille de 20 μ.

Nous avons tenté de communiquer les Grégarines de la Seiche à d'autres Crustacés que les Portunidae, en particulier à *Inachus dorsettensis* [Penn.]; *Stenorynchus phalangium* [Penn.]; *Carcinus maenas* [L.], *Cancer pagurus* [L.], *Homarus gammarus* [L.], *Palinurus vulgaris* [Latr.], *Eupagurus bernhardus* [L.], *Eupagurus prideauxi* [Leach], *Eupagurus cuanensis* [Thomps.], *Pagurus arrosor* [Herbst]. Dans aucun de ces animaux les infections n'ont réussi, mais dans tous sans exception les spores s'ouvraient plus ou moins. Chez la Langouste, qui paraît l'animal le moins favorable, on rencontrait encore 7 à 8 p. % de spores ouvertes.

Fait à retenir, la plupart des Crustacés sur lesquels nous avons expérimenté peuvent être infestés dans la nature. Ainsi nous avons revu des kystes cœlomiques d'*Aggregata* chez *Inachus dorsettensis* où G. Smith (1905) les a décrits, chez *Carcinus maenas* où ils ont été observés par Frenzel (1885 a). *Eupagurus prideauxi* en est atteint partout, à Banyuls, à Cette, à Roscoff et à Luc-sur-mer. On peut encore trouver infestés: à Roscoff, *Stenorhynchus phalangium* et *Homarus gammarus*; à Cette, *Pagurus arrosor*; à Banyuls, *Eupagurus cuanensis*; à Cavalière, *Pachygrapsus marmoratus*. Il est probable que les kystes trouvés dans ces animaux correspondent à des espèces d'*Aggregata* du Poulpe ou d'autres Céphalopodes. Et à ce propos, nous noterons que les spores des diverses espèces du Poulpe s'ouvrent indifféremment dans beaucoup de Crustacés décapodes, tout comme les *Aggregata* de la Seiche. Moroff nous a appris que les spores

des *Aggregata* dn Poulpe s'ouvrent dans le *Portunus corrugatus*. Dans le même animal s'onvrent aussi les spores des *Aggregata* de la Seiche. Chez tous les Décapodes cités plus haut nous avons de même observé la déhiscence des spores des *Aggregata* du Poulpe. De cette déhiscence constante des spores il n'y a rien à conclure pour la suite du développement.

Pourquoi donc une espèce donnée d'*Aggregata* ne parait-elle se développer que dans les Décapodes d'uu même genre on d'nne même famille?

Tout d'abord les faits précédents nous montrent que les sncs digestifs onvrant tontes les spores ne jonent aucnn rôle dans l'immunité. En cela les *Aggregata* ne se comportent pas comme les Eugrégarines, chez lesquelles la déhiscence des spores n'est déterminée que par le suc de l'hôte ordinaire ou d'nne espéce trés voisine.

Peut-on penser qne les sporozoïtes sont immobilisés ou tnés par les sucs d'un Crustacé autre qne l'hôte naturel? Nons ne le croyons pas et tout tend à prouver le contraire. Le sporozoïte mis en liberté est animé de monvements lents et se montre capable de gagner les conches conjonctives intestinales si aucun obstacle ne l'arrête.

La structnre même de l'intestin crée parfois cet obstacle. Certains Décapodes comme les Langoustes (*Palinurus* et *Panulirus*) ont la partie tnbulaire de l'intestin moyen réduite à rien, de sorte que le sporozoïte qui ne rencontre pas les orifices de l'hépatopancréas se bute, snr toute la longneur du tube digestif, contre la chitine de l'estomac ou de l'intestin postérienr qu'il ne peut traverser, et se tronve entraîné au dehors avec le boyan excrémentitiel. Heureusement ponr les *Aggregata*, l'intestin des Décapodes a rarement d'un bout à l'autre cette structure ectodermiqne, qui s'observe chez les Langoustes. Très communément il existe, faisant suite à l'estomac, une longueur notable d'intestin moyen ponrvu d'un épithélium à platean en brosse facilement franchissable.

Nous avons constaté avec une grande netteté que chez *Inachus* et chez *Stenorynchus* les sporozoïtes pénétrent dans l'épithélinm intestinal, mais qu'ils ne traversent pas la basale. Alors qne chez un *Portunus* certains sporozoïtes ont gagné les conches conjonctives 24 henres aprés l'ingestion des spores, chez nn *Inachus* nons tronvons les sporozoïtes dans l'épithélinm pendant les 10 jours qui suivent l'infection et, si quelques-uns vivent encore, la plnpart d'entre eux sont en régression. On observe d'abord la dégénérescence hyaline du cytoplasme avec apparition ou non d'nne grande vacuole. Le noyan se condense en pycnose pendant qne le jeune parasite prend nn

aspect piriforme (fig. 9 texte) ou globuleux. Finalement tous sont destinés à être dissous dans l'épithélium et quelques corpuscules chromatiques en restent les seules traces.

Cette dégénérescence intra-épithéliale des germes peut être due à un arrêt par la basale. Rien ne prouve, en effet, que les sporozoïtes soient capables de la traverser tant qu'elle n'est pas altérée ou partiellement disparue, et un Crustacé pourrait bien n'être infestable qu'à la faveur des remaniements de l'épithélium qui entraînent des perforations de la basale. A l'appui de cette manière de voir, notons que les parasites sont particulièrement abondants aux limites antérieure et postérieure de l'intestin moyen où les remaniements sont profonds et fréquents. Dans certaines infections peu réussies on ne les trouve qu'en ces régions, c'est-à-dire au niveau des cœcums antérieurs ou postérieurs.

Fig. 9.
Epithélium intestinal d'*Inachus dorsettensis*, 6 jours après une infestation avec *Aggregata eberthi*.

Ces remarques montrent le rôle important de la basale dans l'arrêt des sporozoïtes, mais elles n'expliquent pas pourquoi nous n'avons pas réussi à infester les *Inachus* avec *Aggregata eberthi* quand certaines espèces de Portunus prennent le parasite neuf fois sur dix. Certainement l'épithélium intestinal se renouvelle et la basale s'altère chez *Inachus* comme chez *Portunus*. Nous sommes donc amenés à penser que le cytoplasme des cellules intestinales des Crabes est un milieu toxique pour les espèces d'*Aggregata* qui n'ont pas acquis l'immunité contre lui et que c'est le cas du cytoplasme des cellules intestinales d'*Inachus* envers *Aggregata eberthi*. Il est d'ailleurs pro-

bable que, pour toutes les espéces d'*Aggregata*, l'immunité n'est jamais que partielle, et que si les sporozoïtes ne s'attardent pas dans l'épithélium de l'intestin moyen, c'est qu'ils s'y trouvent mal.

Enfin un certain nombre de Crustacés réfractaires doivent triompher normalement du parasite à la suite du processns défensif que nous avons observé chez *Portunus puber*. Les jeunes Grégarines gagnent bien la couche conjonctive périintestinale, mais trouvant là un milieu défavorable, elles tombent malades et deviennent la proie des phagocytes.

Si nous n'avons pas noté plns sonvent cette phagocytose, c'est pent-être qne nos expériences ont été trop rapides et trop peu nombrenses. Tonte cette histoire des évolutions abortives exigerait des recherches plus approfondies, qui seront facilitées qnand la systématique des *Aggregata* sera mieux établie.

VII. Considérations générales sur le genre Aggregata.

A. Les Aggregata et les Grégarines intestinales des Crustacés.

On sait maintenant que les Grégarines cœlomiques des Crustacés n'ont aucnn rapport avec les Grégarines intestinales des mêmes hôtes, comme on le croyait jusqn'à ces derniers temps. Après avoir établi que les kystes cœlomiqnes représentent la schizogonie des Grégarines des Céphalopodes, nous avons montré récemment (1907 b) que les Grégarines intestinales sont des Angiosporées voisines des Clepsidrines, et qne leur évolntion se passe tout entiére chez les Crabes. Nous rappellerons d'ailleurs que la coexistence des Grégarines cœlomiqnes et intestinales n'est pas nne règle, et qu'nn certain nombre de Crustacés hébergent exclusivement l'une on l'antre de ces formes. Ainsi chez *Chthamalus*, *Phronima*, *Gammarus*, *Athanas*, il n'existe qne des Grégarines intestinales, tandis que chez *Inachus dorsettensis* [Penn.], G. Smith n'a vu qne des Grégarines cœlomiqnes. De même, chez *Pagurus arrosor* Herbst, où les Grégarines cœlomiqnes sont très fréqnentes, nons n'avons jamais rencontré de Grégarines intestinales. Signalons en revanche, chez *Homarus gammarus* [L.], la présence de kystes cœlomiques d'*Aggregata* que nous avons observés à Roscoff. Il n'ont sûrement rien à voir avec les *Porospora* intestinales dont les gymnospores sont bien connnes depuis les recherches de E. van Beneden.

Ces distinctions étant faites, nons avons dû, suivant les règles, attribner le nom générique „*Aggregata*“ anx Schizogrégarines qui

fournissent les kystes cœlomiques des Crustacés décapodes, et nous avons proposé le nom générique de „*Frenzelina*" pour leurs Grégarines intestinales, la *Porospora* du Homard étant exceptée.

Reste la question du nom spécifiqne à attribuer aux diverses *Frenzelina* confondnes jusqu'ici avec les formes cœlomiques coexistantes. En ce qui nous concerne, le nom d'espèce qne nous donnions aux parasites de *Pinnotheres pisum* et de *Eupagurus Prideauxi* se rapportait, avant tout, à l'évolution cœlomique. Nous le maintenons donc pour spécifier les *Aggregata* des Céphalopodes dont elles représentent la schizogonie, s'il est démontré, comme nous le croyons, qu'elles correspondent à des *Aggregata* non décrites avant nos recherches. *Aggregata cœlomica* Léger du *Pinnotheres* et *Aggregata vagans* Lég. et Dub. des *Eupagurus* se rapporteront exclusivement aux kystes cœlomiques que nous avons d'ailleurs figurés et nous proposons un nouveau nom d'espèce pour les Grégarines intestinales coexistantes, soit *Frenzelina fossor* n. sp. pour l'espèce du *Pinnotheres pisum* Penn. et *Frenzelina ocellata* n. sp. pour celle de *Eupagurus Prideauxi* Leach.

Donc, laissant de côté les *Didymophyes* et les diverses *Gregarina* mal étudiées qu'on trouve chez les Amphipodes et Cirripèdes, nous reconnaissons chez les Crustacés décapodes 3 genres bien distincts:

1° le genre *Porospora* pour la Grégarine intestinale gymnosporée de *Homarus gammarus* [L.], la *Porospora gigantea* [E. v. Bened.]

2° le genre *Frenzelina* pour les Grégarines intestinales angiosporées des Crustacés décapodes autres que le Homard. Les espèces actuellement définies sont:

Frenzelina ocellata n. sp. parasite de *Eupagurus Prideauxi* Leach,
Frenzelina fossor n. sp. parasite de *Pinnotheres pisum* Penn.,
Frenzelina portunidarum Frenz. parasite de *Portunus arcuatus* Leach,
Frenzelina conformis Dies. parasite de *Pachygrapsus marmoratus* F.,
Frenzelina proemorsa Dies. parasite de *Cancer pagurus* L.,
Frenzelina dromiæ Frenz. parasite de *Dromia dromia* Olivi.

3° le genre *Aggregata* pour les Schizogrégarines cœlomiques dont la sporogonie se passe chez les Céphalopodes, à savoir:

Aggregata eberthi Labbé (syn. pr. p.? *Ag. portunidarum* Frenz.) parasite de *Portunus arcuatus* Leach et de *Portunus depurator* L.,
Aggregata cœlomica Léger parasite de *Pinnotheres pisum* Penn.,
Aggregata vagans Lég. et Dub. parasite de *Eupagurus Prideauxi* Leach et de *Eupagurus cuanensis* Thomps.,
Aggregata inachi G. Smith. parasite de *Inachus dorsettensis* Penn. et de *Inachus scorpio* Fabric.,

Qnant aux *Aggregata octopiana* A. Schneid., *Aggregata jacquemeti* Moroff et *Aggregata spinosa* Moroff nous ne savons à quels kystes de Crustacés les rapporter et elles doivent être maintenues simultanément.

Nous ne faisons que signaler nne autre espéce d'*Aggregata*, qu'on rencontre au stade de schizonte cœlomiqne chez *Pachygrapsus marmoratus* F.. Il nous parait superflu de lui donner un nom.

B. Aggregata, Schizogrégarines et Plasmodium de la Malaria.

Le caractère distinctif fondamental entre Grégarines et Coccidies repose sur la fécondation. Tandis que chez les Coccidies la copulation s'effectue entre un macrogaméte très gros, oviforme, et un microgaméte très petit, né d'nn microgamétocyte homologue du macrogamète, chez les Grégarines les denx gamontes sont homologues, et les gamètes, homologues aussi, ne sont jamais de taille et de volume très différents. De plus, chez les Coccidies la copula devient nn ookyste qui donne à son tour plusieurs sporocystes. Chez les Grégarines chaque copula devient un sporocyste, de sorte que le kyste grégarinien contenant de nombreux sporocystes n'est pas homologue au kyste coccidien. Les recherches de Moroff semblent montrer qne les *Aggregata* (*Eucoccidium*) ont des sporocystes dérivant directement d'une copnla, par conséquent qu'elles sont des Grégarines. Nons pouvons ajouter que la forme de lenrs centrosomes et fnseanx, la présence dn paramylon, le découpage en boyaux serpentiformes après la multiplication nncléaire dans la schizogonie comme dans la gamogonie, l'existence d'nne Grégarine gymnosporée à spores héliomorphes comme celles des *Aggregata* (*Porospora gigantea*) sont antant d'arguments pour appuyer les conclnsions de Moroff.

Or, les *Aggregata* des Céphalopodes présentent nne phase de multiplication schizogonique chez les Crustacés. Elles sont par conséquent des Schizogrégarines. C'est ce qn'a bien compris Brasil (1907) qui, déjà, à la snite de ses recherches sur les *Selenidium*, a été amené à proposer une premiére classification des Schizogrégarines. Il les groupe en 3 familles: les *Amœbosporidiidæ*, les *Selenidiidæ* et les *Aggregatidæ*. Nous adopterions ce classement si Brasil ne réunissait pas ainsi dans nne même famille des êtres comme *Ophryocystis* et *Schizocystis* dont l'aspect, l'évolntion et les kystes sont très différents. A notre sens même, les *Ophryocystis* s'éloignent tellement des autres Schizogrégarines que la systématique doit d'abord exprimer ces dis-

semblances. Nous diviserons donc les Schizogrégarines en 2 tribus: les Monosporées et les Polysporées.

Les Monosporées ne seront autre chose que les Amœbosporidies de Schneider — mot impropre, qu'il importe peu de conserver, puisqu'il a fait croire aux protistologues que ces êtres sont amœboïdes. La tribn des Monosporées est représeutée par l'nnique famille des *Ophryocystidæ* avec les divers *Ophryocystis*. Notons cependant que Léger (1907) et Brasil (1907) rapprocheut provisoirement des *Ophryocystis*, l'*Eleutheroschizon duboscqi* [Brasil] dont on ne connait malhenreusement pas la reproductiou sexuée.

Les Polysporées comprendront les *Schizocystidæ* n. f. les *Selenidiidæ* [Brasil] et les *Aggregatidæ* [Labbé].

Les *Schizocystidæ* s'éloignent des autres familles de Polysporées par leur développement extracellulaire, leur mode de schizogonie avec multiplication nucléaire pendant la croissance, et leurs spores octozoïques dn type engrégarinieu. Cette famille n'a jusqu'ici qu'un seul représentant certain, *Schizocystis gregarinoides* Léger. Mais, ainsi que le suggère Minchin (1903), c'est sans doute tont près de *Schizocystis* qu'il convient de placer *Siedleckia nematoïdes* Caull. et Mesn. Nous avous observé *Schizocystis* et *Siedleckia* et uous pouvous dire que les stades schizogoniques de ces deux parasites se ressemblent d'une manière frappante. Caullery et Mesnil (1905) rapprochent *Siedleckia* des Haplosporidies parceque, eu s'accroissant, le parasite des *Aricia* multiplie ses noyaux. Or, cette multiplication uucléaire pendant la croissance est justement un des caractères des *Schizocystidæ*.[1])

Les *Selenidiidæ*, bieu définis par Brasil, diffèrent essentiellemeut des *Aggregatidæ* par leur aspect vermiforme, leur mobilité à certains stades extracellulaires, l'attraction sexuelle entre gamontes et leur évolutiou complète dans un seul hôte. Par coutre, leurs spores sphériques, tétrazoïques (Caullery et Mesnil 1899) les rapprochent des Sporozoaires des Céphalopodes.

Le changement d'hôte et l'absence d'accouplemeut entre gamontes fout des *Aggregatidæ* une famille à part dont toutes les espèces sont si voisiues qu'elles doivent être rapportées à uu seul genre.

[1]) Nous ne reconnaissons pas de valeur au critérium établi sur le moment de la sporulation, pour séparer les Sporozoaires en Télosporidies et Néosporidies, car beaucoup de Microsporidies ne sporulent qu'à la fin de leur accroissement. La distinction est encore moins valable, si elle s'appuie sur la multiplication nucléaire durant la croissance du schizonte. Il faudrait ranger alors dans les Néosporidies les Ophryocystidae et les Schizocystidae qui justement présentent ce caractère. On y rangerait aussi, et pour la même raison, les Plasmodium de la Malaria.

Les 4 familles de Schizogrégarines sont donc bien distinctes et représentent en réalité des coupes d'une plus grande importance systématique qne les familles des Engrégarines.

Schizogrégarines
- Monosporées . ***Ophryocystidae*** (g. *Ophryocystis, Eleutheroschizon*)
- Polysporées
  - ***Schizocystidae*** (g. *Schizocystis, Siedleckia*)
  - ***Selenidiidae*** (g. *Selenidium*)
  - ***Aggregatidae*** (g. *Aggregata*)

Existe-t-il d'antres Sporozoaires dont l'évolution se déroule, comme celle des *Aggregata*, avec nn changement de cycle coïncidant avec un changement d'hôte, c'est à dire qui soient à la fois digénétiques et hétéroïques. Evidemment, on ne pent penser qn'anx senles Hémosporidies, et, dès nos premières recherches, nous avons été frappés de la ressemblance des kystes cœlomiqnes des *Aggregata* avec les ookinétes mûrs des *Plasmodium* de la Malaria. Mais, manifestement les deux évolutions ne sont pas snperposables. Les *Aggregata* sont certainement des Sporozoaires du gronpe Coccidies-Grégarines, tandis qu'aujourd'hui, il n'est même pas possible d'affirmer qne les Hématozoaires soient de véritables Sporozoaires. On ne leur a pas trouvé de spores durables et la copula présente des caractères physiologiques et morphologiqnes que l'on ne connait actuellement que chez les Flagellés. Du reste, Schaudinn (1904), après avoir montré dans un travail célébre qu'nne Hémogrégarine des la chouette n'était qu'un Trypanosome, avait suggéré que les Hémosporidies dérivent directement des Flagellés. Hartmann (1907) vient de préciser les vnes de Schaudinn en faisant des Hématozoaires l'ordre des *Binucleata* qu'il place dans la sous-classe des *Flagellata*. Sans sonscrire complètement à la classification de Hartmann, nons croyons avec lui qn'en l'état actuel de la science, on a plus de raisons de placer les Hémosporidies avec les Flagellés qn'avec les Sporozoaires. Les *Aggregata* restent donc les senls Sporozoaires vrais qui soient hétéroïques.

Post-Scriptum.

Notre manuscrit était terminé et déjà remis à l'impression quand nons avons pu prendre connaissance d'nn certain nombre de travanx récents tonchant anx questions qne nous traitons. Nons aurions bien voulu tenir compte, en particulier, des mémoires de Guieysse (1907), Kuschakewitsch (1907), Siedlecki (1907), Schellack (1907)

et surtout de celui de Moroff (1908). Mais nous ne pouvions le faire sans remanier notre texte à un point tel que notre éditeur en eût subi un gros dommage.. Nous nous contentons donc d'insérer ces travaux dans notre Index bibliographique.

Index bibliographique.

1869 Beneden, van E.: Sur une nouvelle espèce de Grégarine désignée sous le nom de Gregarina gigantea. Bull. Ac. r. Sc. Belgique (S. 2) 28.

1871 —: Recherches sur l'évolution des Grégarines. Bull. Ac. r. Sc. Belgique (S. 2) 31.

1875 Beneden, van P. J.: Les commensaux et les parasites dans le règne animal. Paris.

1902 Bergh, R.: Beiträge zur vergleichenden Histologie. III. Über die Gefäßwandung bei Arthropoden. Anatom. Hefte XIX.

1902 Berndt, A.: Beiträge zur Kenntnis der im Darme der Larve von Tenebrio molitor lebenden Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. 1.

1885 Brandt: Die koloniebildenden Radiolarien (Sphaerozoeen) des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. (Fauna und Flora ...). Berlin.

1905 Brasil, L.: Nouvelles recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. Arch. Zool. expér. (4) IV.

1907 —: Recherches sur le cycle évolutif des Selenidiidae, Grégarines parasites d'annélides polychètes. I. La schizogonie et la croissance des gamétocytes chez Selenidium caulleryi n. sp. Arch. f. Protistenk. VIII.

1898 Carnoy et Lebrun: La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens La Cellule XIV.

1899 Caullery, M. et Mesnil, F.: Sur quelques parasites internes des annélides. Trav. Stat. zool. Wimereux VII.

1905 —: Recherches sur les Haplosporidies. Arch. Zool. expér. (4e S.) IV.

1787—89 Cavolini, F.: Memoria sulla generazione dei Pesci e dei Granchi. Napoli.

1893 Cuénot, L.: Etudes physiologiques sur les Crustacés décapodes. Arch. Biol. XIII.

1901 —: Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. Arch. Biol. XVII.

1850—51 Diesing: Systema Helminthum. Vindobonae. 2 vol. in 8°.

1858 —: Revision der Myzhelminthen. Sitz.-Ber. d. k. Akad. Wien.

1899 Duboscq, O.: Recherches sur les Chilopodes. Arch. Zool. expér. (3e S.) VI.

1862 Eberth, J.: Über die Psorospermienschläuche der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI.

1885a Frenzel, J.: Über einige in Seetieren lebende Gregarinen. Arch. f. mikr. Anat. XXIV.

1885b —: Über den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Arch. f. mikr. Anat. XXV.

1903 Giardina, A.: Intorno ai cangiamenti di forma e di posizione del nucleo cellulare. Anat. Anz. 22.

1900 Grassi, B.: Studi di uno zoologo sulla Malaria. Reale Ac. d. Lincei. Anno CCXCVI. Roma.
1907 Guieysse, A.: Etude des organes digestifs chez les Crustacés. Arch. Anat. micr. IX.
1907 Hartmann, M. u. Kisskalt: Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie. Jena (Fischer).
1896 Hertwig, R.: Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschr. f. Gegenbaur. Leipzig.
1898 —: Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium eichhorni. Abh. bayer. Akad. Wiss. V. 19.
1903 Jacquemet, M.: Sur la systématique des Coccidies des Céphalopodes. Arch. f. Protistenk. II.
1907 Jordan, H.: On the relation between Nucleolus and Chromosomes in the maturing oocyte of Asterias Forbesii. Anat. Anz. No. 2 XXXI.
1902 Kostanecki: Über die Reifung und Befruchtung des Eies von Cerebratulus marginatus. Bull. Acad. Cracovie p. 270 1902.
1907 Kuschakewitsch, S.: Beobachtungen über vegetative, degenerative und germinative Vorgänge bei den Gregarinen des Mehlwurmdarms. Arch. f. Protistenk. Suppl. I.
1896 Labbé, A.: Recherches zoologiques, cytologiques et biologiques sur les Coccidies. Arch. Zool. expér. et gén. 3e série vol. 4.
1899 —: Sporozoa. Das Tierreich. Berlin.
1898 Laveran: Sur les modes de reproduction de Klossia helicina Schneider. C. R. Soc. Biol. Paris L.
1892 Léger, L.: Recherches sur les Grégarines. (Thèse Doct. Paris.) Tablettes Zoolog. III. Poitiers.
1901 —: Sur une nouvelle Grégarine parasite des Pinnothères des Moules. C. R. Ac. d. Sc. Paris T. 132.
1902a Léger, L. et Duboscq, O.: Sur la régénération épithéliale dans l'intestin moyen de quelques Arthropodes. Arch. Zool. expér. et gén. N. et. R. (3e s.) X.
1902b — —: Les Grégarines et l'épithélium intestinal chez les Trachéates. Arch. de Parasit. VI.
1903 — —: Aggregata vagans n. sp. Grégarine gymnosporée parasite des Pagures. Arch. Zool. expér. et gén. (4) I.
1906a — —: Sur l'évolution des Grégarines gymnosporées des Crustacés. C. R. Ac. Sc. Paris T. 142.
1906b — —: L'évolution d'une Aggregata de la Seiche chez le Portunus depurator Leach. C. R. Soc. Biol. Paris 16 Juin.
1907a — —: L'évolution nucléaire du Schizonte de l'Aggregata eberthi. C. R. Ac. Sc. Paris T. 144.
1907b — —: L'évolution des Frenzelina, Grégarines intestinales des Crustacés décapodes. C. R. Ac. Sc. Paris T. 144.
1854 Lieberkühn, N.: Über die Psorospermien. Muller's Archiv 21.
1855 —: Evolution des Grégarines. Mémoires couronnés Acad. r. Belgique 26.
1906 Lillie, F.: Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryogenic development in Chaetopterus. Journ. experim. Zool. III
1905 Loyez, M. (Melle): Recherches sur le développement ovarien des œufs mérolastiques à vitellus nutritif abondant. Arch. anat. microsc. VIII.

1902 Lühe, M.: Über Geltung und Bedeutung der Gattungsnamen Eimeria und Coccidium. Centralbl. f. Bakt. u. Parasit. Abt. 1 XXXI.

1903 —: Die Coccidienlitteratur der letzten vier Jahre. Zool. Centralbl. X.

1903 Minchin, E.: The Sporozoa. A treatise on zoology edited by E. Ray-Lankester.

1892a Mingazzini, P.: Contributo alla conoscenza dei Coccidi. Atti Ac. d. Lincei. Roma Rend. (S. 5) I p. 175.

1892b —: Ciclo evolutivo della Benedenia octopiana. Atti Ac. d. Lincei. Roma Rend. (S. 5) I p. 218.

1898 Montgomery: Comparative cytological studies with especial regard to the morphology of the nucleolus. Journ. of Morphol.

1906a Moroff, Th.: Sur l'évolution des prétendues Coccidies des Céphalopodes. C. R. Ac. d. Sc. Paris T. 142.

1906b —: Bemerkungen über den Kern der Aggregata frenzeli. Zool. Anz. XXXI.

1907 —: Nucleolen, Caryosom und ihre Funktion. Centralbl. f. Physiol. XXI No. 6.

1908 —: Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkernes. Arch. f. Protistenk. XI.

1904 Pöhler, F.: Über die Morphologie, Fortpflanzung und Entwicklung von Gregarina ovata. Arch. f. Protistenk. IV.

1907 Prowazek, S. von: Untersuchungen über Hämogregarinen. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte XXVI.

1893 Rhumbler: Über Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und in Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Binnenkörper (Nucleolen). Eine Theorie zur Erklärung der verschiedenartigen Gestalt dieser Gebilde. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 56.

1900 Rouville, E. de: Du tissu conjonctif comme régénérateur des épithelinms. Trav. Stat. zool. de Cette.

1819 Rudolphi, C. A.: Entozoorum synopsis. Berolini, in 8°.

1903 Schaudinn, F.: Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden (Amoeba coli). Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte 19.

1904 —: Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte 20.

1875a Schneider, A.: Note sur la psorospermie oviforme du Poulpe. Arch. Zool. expér. et gén. Notes et revue IV.

1875b —: Contribution à l'histoire des Grégarines des Invertébrés de Paris et de Roscoff. Arch. Zool. expér. et gén. (1) IV.

1883 —: Nouvelles observations sur la sporulation du Klossia octopiana. Arch. Zool. expér. et gén. (2) I.

1907 Schellack, C.: Über die Entwicklung und Fortpflanzung von Echinomera hispida (A. Schn.). Arch. f. Protistenk. IX.

1898a Siedlecki, M.: Reproduction sexuée de la Coccidie de la Seiche. C. R. Soc. Biol. Paris Vol. 4 p. 540.

1898b —: Etude cytologique et cycle évolutif de la Coccidie de la Seiche. Ann. Inst. Pasteur XII.

1905 —: Über die Bedeutung des Caryosoms. Bull. Ac. Sc. Cracovie. Octobre.

1907 —: Über die Struktur und die Lebensgeschichte von Caryotropha mesnili. Bull. Ac. Sc. Cracovie Sc. math. et nat. mai 1907.

1905 Smith, G.: Note on a Gregarine (Aggregata inachi n. sp.) which may cause the parasitic castration of its host (Inachus dorsettensis). Mitteil. Zool. Stat. Neapel Bd. 17.

1895 Vaullegeard, A.: Contribution à l'étude de l'anatomie comparée de l'intestin des Crustacées décapodes brachyures des Côtes du Calvados. Bull. Soc. Linn. Norm. (4e S.) VIII.

1901 Wallengren, H.: Über das Vorkommen und die Verbreitung der sogenannten Intestinaldrüsen bei den Decapoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXX.

1900 Winiwarter, H. von: Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères (Lapin et Homme). Arch. de Biol. XVII.

Explication des Planches.

Planche V.

Croissance et débuts de la Schizogonie de l'*Aggregata eberthi*.

(Cette planche représente des préparations fixées au Flemming et colorées à l'Hématoxyline au fer.)

(Grossissement 1000 diamètres.)

Fig. 1. Sporocyste des kystes stomacaux de la Seiche. On voit à l'intérieur les 3 sporozoïtes et leur noyau.

Fig. 2. Déhiscence dans l'intestin d'un *Portunus*.

Fig. 3. Fin de la déhiscence. Les 3 sporozoïtes sont mis en liberté. Dans l'une des valves se voit le reliquat.

Fig. 4. Sporozoïte au début de la croissance, après son passage à travers la paroi intestinale.

Fig. 5. Croissance du sporozoïte. Le noyau est devenu médian. A partir de ce stade le nucléole est toujours visible.

Fig. 6. Début de la condensation du réseau chromatique pour former le corps karyosomien.

Fig. 7 et 8. Condensation du corps karyosomieu et croissance du nucléole.

Fig. 9 et 10. Début de la pénétration du corps karyosomien dans le nucléole. Apparition des corpuscules sidérophiles dans le cytoplasma.

Fig. 11 et 12. Divers modes de pénétration du corps karyosomieu dans le nucléole. La fig. 12 représente une coupe perpendiculaire au grand axe du parasite.

Fig. 13 et 14. Croissance du nucléole et du corps karyosomieu.

Fig. 15. Disposition réticulée de la chromatine du corps karyosomien à l'intérieur du nucléole.

Fig. 16. Emission de nucléoles secondaires.

Fig. 17. Le nucléole a atteint son plus haut degré de complexité.

Fig. 18. Apparition du spirème achromatique.

Fig. 19. Contraction du spirème pâle et apparition du spirème chromatique.

Fig. 20. Stade à spirème typique colorable. Le noyau est tout à fait superficiel.

Fig. 21. Le même stade un peu plus avancé chez un schizonte à membrane épaisse (forme mâle?).

Fig. 22. Début de la contraction du spirème pour la reconstitution du noyau épuré. L'ancienne membrane nucléaire est disparue.

Fig. 23. Noyan de reconstitution.

Fig. 24 et 25. Première mitose. Stade de plaqne équatoriale on de mise an fusean.

Fig. 26. Première mitose. Anaphase. Dédonblement précoce des figures centrosomiennes.

Planche VI.

Schizogonie de l'*Aggregata eberthi*.

(Cette planche représente des préparations fixées au Flemming et colorées à l'hématoxyline an fer.)

Fig. 27 à 37. Grégarines à grosse membrane (Grég. mâles?). Fig 38 à 41. Grégarines à membrane mince (Grégarines femelles?).

Fig. 27. Débnt de la multiplicatiou uucléaire avec noyaux achromatiqnes et élevures superficielles sidérophiles rendnes visibles par nn soulèvement artificiel de la membrane. × 850.

Fig. 28. Début de la multiplication nncléaire. *N* uoyan lobé bypochromatique avec karyosomes sidérophiles; *M* métanncléole; *m* chromidies. × 1300.

Fig. 29. Une mitose du débnt de la multiplication nncléaire. × 1000.

Fig. 30. Stade dn psendoblastoderme. × 850.

Fig. 31. Débnt des invaginatious. × 850.

Fig. 31 b. Noyaux en prophase. × 1000.

Fig. 32. Fin de la multiplication nncléaire. × 850.

Fig. 33. Fragment d'uu kyste à la fin de la multiplication nucléaire. Noyaux surmontés dn cône archoplasmique. × 1100.

Fig. 34. Mitose vers la fin de la multiplication nucléaire. × 1100.

Fig. 35. Débnt de la différenciation des schizozoïtes. × 850.

Fig. 36. Fin de la différenciation des schizozoïtes. × 850.

Fig. 37. Schizozoïtes complètement développés. × 1100.

Fig. 38. Fin de la mnltiplication nucléaire. *i. p.* invagination principale. *i. s.* invagination secondaire. × 700.

Fig. 39. Fin de la différenciatiou des scbizozoïtes. × 700.

Fig. 40. Schizozoïtes montrant l'axe sidérophile (vue totale et conpes transversales).

Fig. 41. Schizozoïtes dispersés et détacbés des reliqnats.

Planche VII.

(Cette planche représente des préparations fixées au liquide de Bouin et colorées par la méthode de Mann.)

Fig. 42 à 48. Grégarines à membrane mince (G. femelles) cbez *Portunus arcuatus*. — Fig. 49 et 50. Grégarines à membrane épaisse cbez *Portunus arcuatus* — Fig. 51 et 53. *Aggregata eberthi* cbez *Sepia officinalis*.

Fig. 42. Jeune stade avec noyau montrant déjà le nncléole de plastine et l'ébaucbe dn corps karyosomien. × 1000.

Fig. 43. Stade nn peu plus avancé qne le précédent. Cytoplasme envahi par les grains chromidianx. × 1000.

Fig. 44. Stade montrant le corps karyosomien accolé au nucléole. × 1000.

Fig. 45 et 46. Stades montrant les corpuscules sidérophiles dn cytoplasme colorés en bleu. × 1000.

Fig. 47. Début de la formation du paramylon représenté par une seule couche de sphérules. Nucléole ayant bourgeonné des nucléolites. × 1000.

Fig. 48. Portion d'une Grégarine à la fin de l'accroissement. Noyau avec réseau achromatique coloré en bleu, grains de trophopyrénine (violets) et de pyrénine (rouges). Nucléole avec zone médullaire remplie de grains de trophopyrénine.

Fig. 49. Grégarine se préparant à la division. Régression nucléolaire.

Fig. 50. Portion d'une Grégarine montrant la reconstitution d'un nouveau noyau, le chromidium, le métanucleole et les autres restes du nucléole.

Fig. 51. Stade jeune montrant la vacuolisation du nucléole (chez Sepia).

Fig. 52. Stade plus avancé montrant la différenciation de la zone médullaire du nucléole (chez Sepia).

Fig. 53. Portion d'une Grégarine à la fin de l'accroissement (chez Sepia). Noyau avec réseau achromatique coloré en bleu, grains de trophopyrénine (violets) et grains de pyrénine (rouges). Nucléole avec zone médullaire contenant, sur un réseau achromatique, une sphérule de pyrénine et des grains de trophopyrénine dont quelques uns sortent par le micropyle nucléolaire.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Mycétozoaires endoparasites des Insectes.

I. Sporomyxa scauri nov. gen. nov. spec.

Par

Louis Léger,

Professeur de Zoologie à l'Université de Grenoble.

(Avec Planche VIII et 4 figures dans le texte.)

Table des Matières.

pag.

Avant-propos 109
Siège du parasite et méthodes de recherche 111
Stades végétatifs 112
Spores et sporulation 117
Mise en liberté des spores 121
Action du parasite sur l'hôte et réactions défensives de celui-ci 122
Position systématique du Sporomyxa 125
Diagnose 128
Index bibliographiqne 128
Explication de la planche 129

Les Myxomycètes dont les formes inférieures ou Monadineae Cienk. de la classification de Zopf [1]) vivent si souvent aux dépens des cellules végétales, n'ont été jusqu'ici signalées comme endoparasites chez les animaux que d'une façon tout à fait exceptionnelle ou incertaine.

On ne peut guère en effet rappeler à ce titre que deux organismes à la vérité de caractères fort différents: Le *Haplococcus reticulatus*

[1]) Zopf: Die Pilztiere. Breslau 1885.

[Zopf] (1882—1883) observé par cet auteur dans les muscles du Cochon et rattaché par lui à ses Monadineae azoosporeae; et le *Mycetosporidium talpa* [Léger et Hesse] (1905) de l'épithélium intestinal des Otiorhynqnes, plus voisin, par son plasmode rameux et ses sporanges, des Myxomycètes supérieurs ou Mycétozoaires proprement dits.

On sait d'autre part qne certains Myxomycètes endoparasites des végétaux notamment les Phytomyxinées, exercent snr lenr hôte une action pathogène se traduisant par une hypertrophie des cellules envahies et une prolifération des tissus conduisant à la formation de véritables tumeurs végétales. Woronin (1877) a montré le premier cette action du *Plasmodiophora* dans la maladie dite „hernie du chou" (Kapustnaja Klai); depnis, Göbel (1884) a observé nn fait analogue dans les rameaux des *Ruppia* parasités par le *Tetramyxa* et Schröter (1889) signale également sur les feuilles des Véroniques, la présence de petites galles déterminées par une antre Phytomyxinée le *Sorosphæra.*

La remarqnable action hypertrophiante du *Plasmodiophora* sur les tissus de son hôte a conduit Podwyssotski (1900 et 1902) à penser que, au moins dans certains cas, des organismes analogues pourraient bien être invoqués comme agents pathogènes des tumenrs malignes et les expériences d'inocnlation aux animaux qu'il a entreprises semblent avoir, sinon justifié cette manière de voir laquelle paraît du reste avoir rénni peu d'adhérents, du moins montré qu'il exerçaient une action nettement pathogène sur les tissus. En raison de ces faits, il devenait intéressant au point de vne de la pathologie générale et comparée, de s'enquérir de l'existence d'organismes dn même ordre, normalement parasites chez les animaux, et d'étudier leur action sur les tissus de leur hôte.

Bien que de tels organismes semblent effectivement très rares chez les animaux, les recherches poursnivies à ce sujet dans mon laboratoire nous ont conduit à rencontrer notamment chez les Insectes, certaines formes qui, par leurs caractères morphologiqnes et évolutifs paraissent devoir se rattacher à ce groupe encore si obscnr de Protistes parasites. Le présent chapitre est consacré à l'une d'elles. Dans des chapitres qni paraîtront nltérienrement j'en ferai connaître plusieurs autres et montrerai ainsi qu'il existe tout un gronpe assez homogène de formes jusqu'ici inconnues et qui, par l'ensemble de leurs caractères, doivent être regardées comme des Mycétozoaires adoptés à l'endoparasitisme chez les animaux.

Sporomyxa scauri nov. gen., nov. spec.

Siège du parasite.

Le *Sporomyxa scauri* vit à l'état de parasite cœlomique dans un Coléoptère ténébrionide, le *Scaurus tristis* [Ol.] imago. [1])

Les exemplaires infestés que j'ai étudiés provenaient d'Algérie et notamment de la province d'Oran où le parasite est sans doute assez répandu puisque les 4 individus que j'ai examinés étaient tous atteints.

Les *Scaurus* envahis ne se distinguent nullement, par leurs caractères extérieurs, des individus sains, et c'est seulement en étudiant des coupes de glandes génitales que j'ai découvert le parasite. Celui-ci se rencontre, par ordre de fréquence, dans les cellules du tissu adipeux, dans les glandes génitales mâles et femelles et libre dans le sang. Jamais l'épithélium de l'intestin ou de ses dépendances ne m'a paru envahi et s'il est parfois atteint ce n'est sans doute que pendant le court moment où le parasite le franchit pour gagner le cœlome, en admettant l'hypothèse probable que les germes pénètrent par la voie digestive. Faute de matériel, je ne puis donner une répartition plus précise du parasite. En particulier j'ignore si l'hypoderme est susceptible d'être atteint.

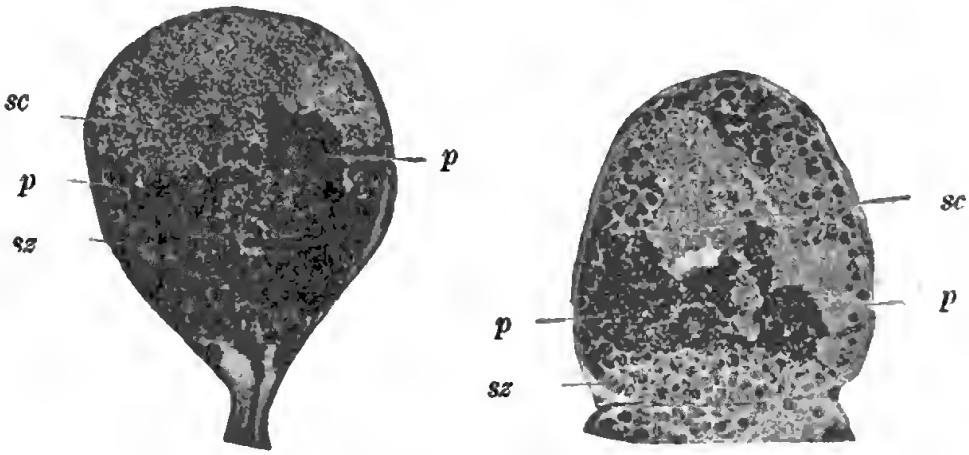
Sur des coupes, les organes infestés se reconnaissent facilement au premier coup d'œil et aux plus faibles grossissements, à la présence de nombreux amas irréguliers de spores libres ovoïdes, incolores ou légèrement teintées en janne selon leur âge. Ces amas qui comprennent un nombre variable de spores, se tronvent finalement situés dans des espaces lacuneux plus on moins grands, résultant de la destruction des tissus envahis ou bien englobés dans de petits kystes conjonctifs de défense. Ce dernier cas s'observe peu fréquemment et seulement dans le tissu graisseux.

Le corps gras et les testicules qui sont les organes les plus atteints sont ainsi complètement détruits, par places et certains testicules présentent tous lenrs lobes envahis par d'énormes amas de spores toujours situés au dessus ou au niveau de la zone à spermatozoïdes (Photogr. A texte) et faciles à voir sur les conpes en raison de la grande affinité de la paroi sporale pour les couleurs basiques.

L'observation des stades végétatifs demande un peu plus d'attention en raison de leur forme souvent amœboïde et de la faible colo-

[1]) J'adresse ici mes meilleurs remercîments à M. A. Faure instituteur à Oran qui a bien voulu recueillir pour moi les insectes qui m'ont servi pour ces recherches.

rabilité de leur cytoplasma qui parfois semble se confondre avec celui de la cellule envahie. Néanmoins, les caractères de leur noyau toujours très différent de celui des cellules de l'hôte et muni d'un gros nucléole permettent de les reconnaître aisément à l'aide d'un grossissement un peu plus fort.



Photogr. A.

Coupe à travers deux lobes testiculaires d'un *Scaurus* infesté par *Sporomyxa* à l'état sporulé. Les amas parasitaires forment des taches noires à contour irrégulier *p p* dans lequels chaque petit grain noir est une spore. Celles-ci sont surtout accumulées entre la zone à spermatozoïdes. *sz* situé au dessous d'elles et la zone à spermatocytes. *sc* situé au dessus. × 50 d.

Technique.

Pour cette étude j'ai employé la méthode des frottis après fixation au Sublimé-alcool et coloration à l'Hémalun ou à l'Hématoxyline ferrique et la méthode des coupes. Cette dernière est de beaucoup préférable car, dans les frottis, la paroi des spores très chromophile ne laisse pas pénétrer les colorants jusqu'au germe et, de plus, les stades végétatifs apparaissent le plus souvent déformés et méconnaissables. Au contraire, sur des coupes, après fixation au Flemming ou au Sublimé et coloration à la Safranine-Lichtgrün ou à l'Hématoxyline, tous les caractères cytologiques apparaissent nettement et les spores dont la paroi a été entamée par la section, montrent toujours leurs éléments nucléaires bien différenciés.

Stades végétatifs.

Dans les tissus envahis, les stades végétatifs sont souvent répartis le long des trachées où dans leur voisinage comme si le parasite

recherchait les situations les plus favorables à ses échanges respiratoires.

Ainsi que je l'ai dit plus haut, c'est dans le corps adipeux que le parasite est le plus fréquent et le plus facile à observer. C'est pourquoi j'étudierai d'abord les stades végétatifs dans ce tissu et signalerai ensuite les particularités qu'il peut présenter dans les autres organes.

Dans les *Scaurus* infestés que j'ai examinés, le tissu adipeux, presque totalement envahi, avait perdu sa consistance et se réduisait, au moindre attouchement, en une bouillée laiteuse pleine de spores. Néanmoins, en décortiquant avec soin ce tissu et les organes internes qu'il entoure et en jetant le tout dans le liquide fixateur, on obtient des coupes qui permettent facilement l'étude des différents stades évolutifs du parasite.

Les plus jeunes stades végétatifs que j'ai observés dans le corps graisseux, se montrent comme de petites masses rondes ovoïdes ou fusiformes de 6 à 8 μ de longueur en moyenne, indifféremment intra- ou extracellulaires et munies d'un gros noyau unique. Le cytoplasma est finement granuleux à contour souvent à peine distinct et sans paroi appréciable (fig. 1 *l* Pl. VIII).

Quand le jeune parasite est logé dans une cellule, il est ordinairement appliqué contre la paroi et plongé dans l'un des îlots de cytoplasma pariétal épargné par l'envahissement graisseux. Le cytoplasme de ces îlots est finement granuleux et renferme souvent des inclusions chromatiques; il est relié au cytoplasme périnucléaire par des tractus circonscrivant les alvéoles occupées par les globules graisseux (fig. 1 *n* Pl. VIII). Le parasite ne se rencontre jamais dans le voisinage du noyau de la cellule hôte comme cela paraît au contraire être le cas le plus fréquent pour *Plasmodiophora brassicae* d'après les observations de Nawaschin (1899).

A ce stade jeune, le cytoplasme du parasite ne renferme aucune inclusion chromatique. Le noyau, de grande taille, mesure en moyenne 5 μ de diamètre pour un parasite de 7 à 8 μ et montre en son milieu un gros nucléole sphérique de 1 μ 60 de diamètre. Il possède une membrane chromatique et un suc nucléaire clair dans lequel baignent de nombreux et fins grains de chromatine disposés sur un réseau de linine.

Le parasite grandit et bientôt le noyau se divise. On a alors des stades à deux noyaux (fig. 1 *c*, *p* Pl. VIII), de même forme et de même structure que le noyau primitif. Toutefois il est à remarquer que dans certains stades les noyaux se maintiennent de grande taille

par rapport aux dimensions de la cellnle (fig. 6 et fig. 1 *d* Pl. VIII) alors que dans d'autres (fig. 1 *c*, *p* Pl. VIII) ils sont relativement petits.

La division du noyau qui ne s'observe qne très rarement s'effectue par mitose ainsi que permettent de l'affirmer les stades de plaque éqnatoriale les seuls qne j'ai rencontrés (fig. 21 *a* et fig. 1 *i* Pl. VIII). A ce stade le nncléole est disparu et la chromatine est répartie en nombreux petits chromosomes à l'équateur d'nn fusean intranucléaire. Puis, la membrane nncléaire qui a peu à peu perdu sa colorabilité, disparaît et les denx gronpes de chromosomes s'écartent l'un de l'antre (fig. 21 *a* Pl. VIII). Je n'ai pas réussi à distingner nettement un centrosome aux pôles dn fusean, bien qne, dans certain noyaux au repos, ou voie parfois snr la paroi, un petit grain qu'on serait tenté d'interpréter comme tel (fig. 2 Pl. VIII). En tous les cas, il n'y a pas d'aster cytoplasmiqne. Ces figures de division nucléaire sont dn reste si peu teintées même après de fortes colorations qu'on a la plns grande peine à les distinguer.

An stade à denx noyaux le parasite peut se multiplier par division binaire à la façon d'un Amibe ainsi qn'en témoigne la fig. 1 en *a* Pl. VIII. Mais le plns sonvent, le parasite grandit en mnltipliant ses noyanx sans se diviser et donne des stades à 3, 4, 5, 6, 7 ou 8 noyaux. Le fait qn'on observe des stades avec nn nombre impair de noyanx montre qne les divisions nucléaires ne sont pas toujours synchrones.

Les stades à 2 on 4 noyaux (fig. 1 *c*, *d*, *i*, *p* et fig. 22 *p* Pl. VIII) sont de beaucoup les plus fréquents. Les stades à 8 noyanx (fig. 1 *k* Pl. VIII) sont rares et je n'ai pas observé de stades végétatifs comportant plus de 8 noyaux, ce qui me porte à penser qn'à partir de ce stade le parasite se multiplie par plasmotomie on bien entre en spornlation. Du reste la schizogonie parait s'effectner à tous les stades du développement et indépendamment du nombre des noyaux car j'ai observé des parasites de forme allongée à 4 noyaux qni présentaient déjà nn léger étranglement cytoplasmique, indice d'une prochaine division, entre chaque noyau. Un trait caractéristique de ces divers stades végétatifs mnltinncléés, est la taille considérable des noyaux et de leur nncléole par rapport à la masse dn cytoplasme (fig. 1 *d*, *k* Pl. VIII).

La forme des stades végétatifs varie selon lenr siège dans les tissus de l'hôte. Dans le corps graisseux ils sont tantôt arrondis, tantôt amœbiformes (fig. 1 *a*, *k*, fig. 21 *a* et fig. 23 Pl. VIII), parfois largement moniliformes (fig. 1 *d* Pl. VIII). Dans les testicules, ils sont plus massifs (fig. 5 *p* et fig. 22 *p* Pl. VIII) et dans le sang on

dans le corps gras désagrégé par l'action parasitaire ils sont ovoïdes ou sphériqnes (fig. 2 et fig. 6 Pl. VIII). Le protoplasma, de structnre fondamentale alvéolaire, est finement grannleux avec pen on point de grains chromatiques. Son contonr semble se préciser à mesnre que la taille de l'organisme s'accroit, mais il reste tonjonrs extrêmement délicat. Certains stades montrent, à la périphérie un cytoplasme plus clair et moins grannlenx qne dans la zone centrale sans qn'on puisse tontefois distinguer nettement un endoplasme et un ectoplasme (fig. 23 Pl. VIII).

Malgré le caractère amœbiforme que présente souvent le parasite (fig. 1 *k*, fig. 22 *p* et fig. 23 Pl. VIII) je n'ai pas observé de mouvement ni de changements de forme rappelant cenx des Amibes. L'organisme qni semble toujours immobile, ne parait devoir la forme amiboïde de ses contours qu'à des phénoménes de croissance. Il se monle en qnelque sorte sur les obstacles plns ou moins difficiles à vaincre qu'il rencontre (fig. 1 *k* Pl. VIII) et, lorsqu'il a le champ libre tout autour de lui, il prend sa forme normale d'équilibre qui parait être la forme sphérique (fig. 2, 4 et 6 Pl. VIII).

A côté de ces stades qui se trouvent, avec les mêmes caractéres, dans le corps graissenx et les alvéoles testicnlaires (fig. 1, 5 et 22 Pl. VIII), on en trouve dans ces mêmes organes et, en ontre, dans les ovaires et dans le sang, qui en différent notablement par lenrs caractères cytologiqnes.

De forme généralement plus massive qne les précédents (fig. 3 et 7 *p*, *p'* Pl. VIII) sphériqnes (fig. 4 Pl. VIII) qnand ils sont libres leur cytoplasme souvent vacnolaire est assez fortement colorable (fig. 1 *o* et fig. 4 Pl. VIII) et chargé de globnles graissenx et de grains chromatiques (fig. 4 Pl. VIII). On sait que la graisse a été sig nalée aussichez *Plasmodiophora* par Nawaschin (1899). Le noyan de taille relativement bien plns petite qne dans les cas précédents, a nne membrane très mince souvent à peine visible et à pen près achromatiqne. Le suc nucléaire est fortement coloré et il n'y a plns de chromatine en réseau. Toute celle-ci s'est condensée sur le nucléole à côté duqnel on observe toutefois un petit grain plus ou moins rapproché (fig. 1 *g*, *h*, *m*, *o*; fig. 3 *p*, *p'*; fig. 7 *p* Pl. VIII).

La présence de ce grain chromatiqne tantôt en contact inmédiat avec le nncléole, tantôt libre dans le suc nncléaire, tantôt snr la paroi dn noyau, porte à penser qne les grains chromatiqnes qu'on tronve aussi dans le cytoplasme sont émis par le nncléole.

Tons les parasites qne j'ai observés dans on entre les cellnles des gaînes ovigéres (fig. 3 Pl. VIII) ainsi qne dans on entre les cellules

vitellogènes (fig. 7 *p*, *p'* Pl. VIII), appartenaient exclusivement à ce type à noyau condensé. Il en est de même des quelques rares parasites qne l'on tronve à la surface du vitellus de l'œuf (fig. 3 *p"* Pl. VIII). Dans l'intérieur du vitellns je n'en ai jamais vu.

Je n'ai pas rénssi à suivre le mode de division dn noyau dans ces stades mais j'ai assez sonvent rencontré des noyaux allongés avec nn nucléole à chaque extrémité et une zone chromatiqne équatoriale (fig. 23 Pl. VIII). J'interprète cette figure comme un stade de division qui rappelle la division directe typique. Ces stades se montrent avec 1, 2, 3 on 4 noyanx rarement davantage. Leurs caractères cytologiques rappelant beauconp ceux des éléments destinés à donner directement les spores, j'incline à croire qu'ils représentent les derniers termes de l'évolntion végétative qni condnisent à la sporulation.

La nutrition dn parasite paraît se faire exclusivement par osmose car on n'observe jamais, à son intérieur, de vacnoles alimentaires ni de particules nntritives directement empruntées aux tissus de l'hôte. Seule, la graisse semble faire exception puisqn'on en trouve dans certains stades sous forme de fines gouttelettes. Il est probable qne cette substance, avant de pénétrer dans le corps dn parasite a été émulsionnée sous l'action d'un ferment sécrété par lui. D'autres protistes parasites notamment les Grégarines paraissent absorber la graisse de cette manière. Qnant aux snbstances normalement absorbées par le parasite pour son développement et qui consistent en les éléments dn sang ou du cytoplasme des cellnles hospitalières, leur assimilation ne doit nécessiter qu'une faible action diastasiqne car le cytoplasme de l'hôte et celui du parasite ont une composition très voisine. Les stades libres on intercellulaires dn parasite se nourrissent ainsi à la façon des cellules de l'hôte, tandisque les stades intracellulaires paraissent vivre snrtont aux dépens des éléments dn cytoplasma dont ils épousent les caractères an point qne, parfois, il est difficile sinon impossible de distinguer leurs limites au sein de la cellule envahie (fig. 1 *g*, *h* Pl. VIII).

J'ai déjà signalé plus haut ce fait très remarqnable dans l'histoire dn parasitisme intra-cellulaire. On sait qne KOROTNEFF (1892) a signalé nn cas du même ordre pour son *Myxosporidium bryozoïdes* leqnel mélangerait intimement son cytoplasme à celui du spermatoblaste hospitalier dont il aménerait l'hypertrophie des noyaux. Mais STEMPELL (1904) pense à juste titre qne les prétendus noyaux hypertrophiés de la cellule hospitalière ne sont autres que les noyaux somatiques du parasite; de sorte que KOROTNEFF a pris pour une

cellule parasitée ce qui ne représente en réalité que le parasite seul. C'est aussi ma conviction absolue. Il en résulte que le cas du *Sporomyxa* pour lequel une telle confusion est impossible reste un exemple unique, en parasitologie animale, d'nne relation *en apparence* très intime entre l'hôte et le parasite. Je dis „en apparence" car je crois que, en réalité, les deux cytoplasmes conservent respectivement leur individualité; leurs limites étant seulement reudnes imprécises, en raison d'nne identité de structure et de l'absence d'une cuticnle différenciée chez le parasite.

On sait par contre que de telles unions entre hôte et parasite ont été plusieurs fois observées en parasitologie végétale. Tels sont les stades que Ericksson (1902—1903) puis Tischler (1904) ont désigné sous le nom de Mycoplasma-stadinm et qui représentent selon enx des formes d'hibernation d'une Urédinée à l'intérienr des cellnles des feuilles de la plante hospitalière. Toumey (1900) avait dn reste déjà signalé nn fait analogue ponr son *Dendrophagus globosus* qui détermine les crown-galls des arbres fruitiers et depuis, Tischler (1904) eu a signalé un nouvean cas à propos du *Cladochytrium pulposum*, une Chytridiacée parasite de *Beta vulgaris* où, d'après l'auteur, „Mau hat eine scheinbar innige Verschmelzung zwischen den beiden Plasmakörpern, weun das Plasma des Gastes nackt uud ohne eine feste Koutur ist".

Chez *Sporomyxa* cette union étroite du parasite et de l'hôte n'a d'ailleurs pas lieu à tous les moments du développement. On ne l'observe que dans certains stades intracellulaires jeunes à 1 ou 2 noyaux et à cytoplasme clair (fig. 1 *g* et *h* Pl. VIII). Plus tard, le plasma du parasite devient plus foncé et plus granuleux en même temps qne ses contours apparaissent distinctement (fig. 1 *k* Pl. VIII).

Spores et Sporulation.

Au terme de son évolution, le parasite donne naissance à des spores résistantes qui, en raisou de leur situation cœlomique, s'accnmnlent peu à peu dans les organes envahis qu'elles finissent par encombrer eu détruisant leurs tissns. Dans certains *Scaurus* infestés lenr quantité est telle que le moindre fragment de corps graissenx examiné in vivo au microscope ne semble plus qu'un amas de spores.

Les spores sont tantôt libres, éparses, isolées au sein dn tissu parasité, tantôt réunies par petits groupes (fig. 1 *e* Pl. VIII), tantôt groupés en amas considérables mais tonjours dépourvus de paroi propre; par conséquent elles ne sont jamais renfermées dans un sporange.

La plupart des spores sont ovoïdes, à pôles semblables et mesurent en moyenne 10 $\mu \times 8\ \mu$ (fig. 15 et 16 Pl. VIII). Mais c'est là une taille et une forme qui sont loin d'être constantes car on observe très fréquemment, au milieu de ces spores typiques, des spores plus petites et plus allongées, de $8\ \mu \times 4\ \mu$, et d'autres au contraire plus grosses de formes les plus diverses. Il y en a d'ovoïdes à bout pointu (fig. 8 Pl. VIII), de sphériques ou sub-sphériques (fig. 17 et 20 Pl. VIII). D'autres sont allongées et renflées en cornemuse (fig. 18 Pl. VIII) ou même étranglées en forme de bissac (fig. 19 Pl. VIII). Bref, ces macrospores anormales dont quelques-unes atteignent jusqu'à 30 ou 40 μ montrent toutes les formes possibles que peut présenter un stade végétatif qui s'est encapsulé sans prendre préalablement son état d'équilibre morphologique.

On sait qu'une telle variabilité dans la taille des spores est un caractère de Myxomycète inférieur (ZOPF). Ici, cette particularité est très frappante; néanmoins les spores de forme et de taille typiques (fig. 10 à 16 Pl. VIII), dominent de beaucoup.

Sur le vivant, la spore montre une paroi épaisse à contour très sombre et paraissant doublée intérieurement d'une paroi très mince. La paroi externe parfois lisse, présente souvent des stries parallèles à direction transverse ou oblique ou de fines ponctuations disposées en bandes transversales et visibles seulement sur des préparations colorées (fig. 1 *e'* Pl. VIII). Sous l'action successive de l'iode et de l'acide sulfurique, la paroi sporale prend une teinte bleuâtre indice de sa nature cellulosique. In vivo, les spores sont incolores mais quelques-unes, manifestement dégénérées, présentent alors une teinte jaune ou brunâtre plus ou mois accentuée selon l'état de leur altération.

A l'intérieur de la spore se voit le germe qui consiste en une masse unique de plasma finement granuleux montrant un espace clair qui correspond au noyau. Le cytoplasme du germe renferme en outre assez souvent quelques globules graisseux et parfois un ou deux petits corps en forme de bâtonnets (fig. 14 Pl. VIII) fortement colorables et qui semblent être des cristalloïdes. Tantôt le germe remplit complétement la cavité de la spore, tantôt il est rétracté à son intérieur et par cela même semble plus réfringent.

L'étude des spores sur des coupes après coloration montre que leur paroi présente une vive affinité pour les colorants nucléaires ce qui rend difficile l'étude du noyau du germe. A ce point de vue ce sont les colorations à la Safranine et alcool picrique sur des coupes très fines, qui m'ont donné les meilleurs résultats. Dans ces conditions, j'ai pu me rendre compte que les spores mûres de forme et

Digitized by Google

de taille normales possèdent un seul noyau à contour circulaire, et se colorant tantôt d'une façon massive (fig. 16 Pl. VIII) tantôt montrant encore un nucléole distinct (fig. 15 Pl. VIII). Le plus sonvent on voit en outre dans le cytoplasme nne petite masse chromatique située à une distance variable du noyau qui lui a donné naissance (fig. 12, 13, 16 Pl. VIII). Certaines spores de forme normale mais de taille un peu plus grande ont deux noyanx (fig. 8 et 9 Pl. VIII). Quant aux spores de grande taille et de forme atypique on peut dire que plus elles sont grosses plus elles renferment de noyaux. On a ainsi des spores qui possèdent selon leur taille, de 2 à 30 noyaux tantôt épars tantôt rénnis en 2 ou plusieurs groupes, tantôt semblant étroitement accolés les uns aux autres (fig. 17, 18, 19 et 20 Pl. VIII). Beaucoup de ces grosses formes qu'il faut plutôt regarder comme des états enkystés sont dn reste altérées on en voie d'altération car elles renferment un cytoplasme hyperchromatique rempli de balles de chromatine résultant de la dislocation des noyaux dont les plupart sont dégénérés. C'est dire que beaucoup de ces macrospores anormales sont stériles.

Il est très difficile de suivre la formation des spores, car si l'on rencontre celles-ci en quantité innombrable on trouve si rarement des stades de sporulation que je ne pnis encore affirmer si les éléments ou sporoblastes qui vont donner les spores dérivent exclusivement de stades végétatifs uninucléés provenant de schizogonies binaires antérienres ce qui parait être le cas le plus fréquent, on bien s'ils peuvent en outre provenir de schizontes multinucléés par une schizogonie multiple et terminale.

Les faits que j'ai observés me portent du reste à admettre que les sporoblastes naissent selon ces deux modes car, dans les tissus envahis, ou rencontre aussi bien des spores isolées qne des gronpes de spores plus ou moins nombreux.

De toute façon, la spore se forme par simple transformation sur place de stades libres ou sporoblastes, ordinairement uninucléés, parfois multinncléés, en formes de résistance par condensation du cytoplasme et dn noyau et sécrétion d'une paroi protectrice. Dans certains cas cette sporulation paraît accompagnée de fusions nucléaires qu'il faut peut-être regarder comme un processus sexuel rndimentaire on régressif. Du reste, les spores ainsi formées ne diffèrent en rien des premières après la fusion de leurs noyaux, si ce n'est pas leur taille un peu plus grande.

L'élément végétatif qui, arrivé au terme de son pouvoir de

multiplication schizogonique, va devenir une spore normale, est ovoïde ou sphérique (*b* fig. 1 et fig. 11 Pl. VIII) avec nn noyau à chromatine presqne entièrement condensée sur le karyosome. Son cytoplasme, devenn plus colorable, se contracte pen à peu par élimination d'eau, et de fines granulations sidérophiles, paraissant provenir du noyau, gagnent la périphérie où, sous leur action, se concrète la paroi chromatique (fig. 14 Pl. VIII). Pnis le noyau se contracte à son tour en expulsant dans le cytoplasme nne certaine quantité de suc nucléaire ainsi qu'nne masse chromatiqne qui semble tirer son origine du nucléole leqnel a sensiblement diminué de volume (fig. 12 et fig. 13 Pl. VIII). La contraction nncléaire s'accentue encore davantage au point qne la membrane devenue plus chromatique vient s'appliquer étroitement sur le karyosome pour former un noyan massif (fig. 15 et 16 Pl. VIII). A ce moment la spore est mûre et montre souvent, dans son cytoplasme, outre le corps chromatiqne parfois peu visible, un ou denx globules de graisse et de petits bâtonnets cristalloïdes (fig. 14 et 16 Pl. VIII).

De la même façon se forment les macrospores de forme variée à 2, 3, 4, *n*, noyaux, anx dépens de masses végétatives à 2, 3, 4, *n*, noyaux dont la croissance ou la capacité schizogonique sont épuisées (fig. 17, 18, 19 et 20 Pl. VIII). Rappelons qne beauconp de macrospores multinncléées, sans doute mal organisées ponr supporter la vie latente, dégénèrent rapidement car on ne voit plus de noyaux normaux à lenr intérienr, mais seulement des grains ou des plages chromatiques diffuses an sein d'un cytoplasme hyperchromatique.

L'hypothèse qne j'ai émise plns haut et d'après laquelle certaines spores comporteraient un processus karyogamique est basée sur le fait qu'on observe parfois des sporoblastes et des spores non mûres munis de deux noyaux contigus (fig. 1 *p* et fig. 8 Pl. VIII). A côté de celles-ci on en voit d'autres dont les deux noyanx sont en contact intime et à demi fusionnés (fig. 9 Pl. VIII) et enfin d'autres à nn seul gros noyau (fig. 10 Pl. VIII) et de taille un peu plus considérable que les spores ordinaires décrites précédemment. Ces différents éléments sont aisément interprétables comme les stades snccessifs d'nne karyogamie qui présiderait ainsi à la formation de la spore. Je tiens toutefois à souligner qne ce n'est là qu'nne interprétation car je n'ai pas suivi le phénoméne in vivo. La même remarqne pent s'appliquer à certains cas plus rares d'ailleurs, où le sporoblaste binucléé paraît lui-même résulter de la fusion de denx éléments mononucléés préalablement accolés (fig. 1 *f* Pl. VIII).

On sait dn reste qne des phénomènes karyogamiqnes ont été

observés par Prowazek (1905) chez le *Plasmodipohora brassicæ* dans lequel cet antenr considère les spores comme résultant de la fusion de deux sporogamètes mononucléés, suivie de l'union de lenrs noyanx après réduction chromatique; et, plns récemment, par Helene Kränzlin (1907) chez les Myxogasteres (*Trichia, Arcyria*) où ce dernier antenr a noté nne fusion des noyanx deux à deux dans le sporange avant l'individualisation des spores.

Quelqne soit d'ailleurs le mode de formation des spores, le résultat est toujonrs le même. C'est la formation, aux dépens de masses parasitaires nni ou multinncléées, d'éléments durables, résistants, par déshydratation protoplasmique, condensation du noyau et apparition d'une paroi protectrice fortement chromatiqne.

Mise en liberté des spores.

Selon la région dn corps où elles se sont développées, les spores mûres peuvent gagner l'extérienr de trois manières.

1° Celles qui se sont formées dans l'ovaire (cellules folliculaires, cellules vitellines) sont, en grande partie, entrainées avec les œnfs au dehors, mais c'est là nn faible moyen de dissémination car le parasite n'est jamais abondant dans ces organes.

2° Le sperme renfermant, comme on l'a vn, de grandes quantités de spores mûres, celles-ci sont transportées avec ce liquide, dans les voies génitales de la femelle an moment dn coït et gagnent sans donte l'extérieur avec les œufs au moment de la ponte. De cette façon, les jennes larves en contact avec les éléments parasitaires doivent s'infester de bonne henre. C'est là toutefois nn point qne je n'ai pas eu l'occasion de vérifier, j'ignore même si les larves des *Scaurus* sont susceptibles de contracter l'infection.

3° Enfin et c'est là je crois le mode d'infection le plus important, les *Scaurus* morts livrent avec leurs débris, les innombrables spores renfermées encore dans lenrs glandes génitales et celles qui se sont accnmulées dans leur tissn graisseux. Ces spores viennent tôt on tard en contact avec les nonvelles générations de *Scaurus* qui se succèdent dans les régions infestées et le parasite se répand ainsi dans tons les individus d'une même station.

Comment s'effectue maintenant l'infection de nouveaux individus an moyen de ces spores ainsi mises en liberté?

En l'absence d'expériences d'infection artificielle qu'il m'a été impossible d'entreprendre fante de matériel, je ne pnis snr ce point, émettre que des hypothèses. La plus simple et celle qni me semble

dn reste avoir les plns grandes chances d'être exacte, c'est qne les spores, absorbées par un nonvel individn avec les aliments, livrent passage, dans l'intestin, au germe amiboïde qui deviendra le point de départ de l'infection après avoir traversé la paroi intestinale.

On pourrait aussi envisager l'hypothèse d'après laquelle les spores germeraient d'abord en dehors des *Scaurus*, soit librement dans des conditions déterminées de chalenr et d'humidité, soit dans un hôte intermédiaire, avant de gagner lenr hôte définitif. Cette manière de voir me paraît pen vraisemblable car nous avons vu que le parasite effectue successivement chez le *Scaurus*, sa schizogonie et sa sporogonie, c'est à dire les deux éléments d'un cycle complet de Protiste. En outre, j'ai essayé, à différentes reprises, de faire germer les spores à l'hnmidité sur l'herbe et sur différents milienx de cultnres et je n'ai jamais réussi.

Notons enfin qn'il est fort possible que les embryons de *Scaurus* s'infestent dans l'œnf et dès les premières phases de leur développement au moyen des parasites insinnés dans les parties superficielles dn vitellus. Dans ce cas la maladie serait héréditaire.

Action du parasite sur l'hôte et réactions défensives de celui-ci.

L'action dn parasite snr les organes de l'hôte est pnrement destructive; jamais il n'exerce d'influence proliférative sur les tissus envahis.

Cette action destructive est néanmoins importante lorsqu'il s'agit d'organes aussi essentiels que les organes génitanx et notamment les testicules. Là, en effet, le parasite se développe d'abord dans les cellules conjonctives qni forment la paroi des logettes où évoluent les éléments sexnels, spermatogonies, spermatocytes, qu'il refoule et détruit pen à pen en grandissant.

Au cours de ce processus, les cloisons des compartiments testiculaires sont disloquées, leurs cellules altérées sont dissociées et le testicule est finalement crensé de lacunes où flottent pêle-mêle avec les éléments parasitaires (*a* et *p* fig. 22 Pl. VIII), les débris des cellules pariétales *c* et des cellules sexuelles à divers stades de dégénérescence *s'*. Ces dernières en effet, désorientées, mal nourries et sans doute intoxiqnées par le parasite dégénèrent rapidement dans les loges envahies (fig. 22 Pl. VIII). Elles s'hypertrophient d'abord, pnis la chromatine de lenr noyan se répand dans le cytoplasme sous forme de boules et de grains irréguliers (*b* fig. 22 Pl. VIII). Finalement la cellnle diffine et ses débris chromatiques

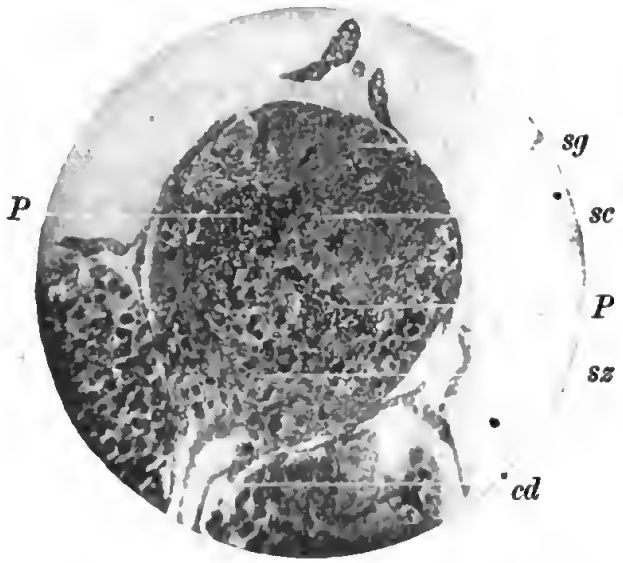
remplissent la cavité d'innombrables grains colorés (fig. 22 Pl. VIII). Lorsque la dégénérescence atteint des cellules en mitose, cas fréquent dans les gonades, on observe de curieuses altérations du stade spirème caractérisées par l'étirement et la désorientation des anses chromatiques qui finissent par envahir toute la cellule (*s'* fig. 22 Pl. VIII), avant de dégénérer. Ces altérations sont nettement visibles sur la fig. 22 où j'ai représenté côte à côte des spermatocytes normaux *s* renfermés dans une loge saine et des spermatocytes en voie de dégénérescence dans une loge envahie *s'* renfermant à la fois des parasites à l'état végétatif *p* et de nombreuses spores *a*.

Lorsque le parasite envahit tardivement les cellules pariétales, par exemple celles de la paroi des logettes à spermatozoïdes, il ne provoque que la compression des éléments qu'elle renferme, sans leur porter préjudice (fig. 5 Pl. VIII). C'est là du reste un cas peu fréquent car ordinairement il envahit de bonne heure les loges testiculaires et, évoluant en même temps que les éléments sexuels, il arrive à l'état de spores au moment où les spermatozoïdes sont mûrs. C'est pourquoi, dans les lobes testiculaires fortement envahis, les spores forment une vaste zone qui s'étend immédiatement au dessus de la zone à spermatozoïdes (v. photogrammes B et C texte). Une autre action mécanique exercée par le parasite et susceptible de porter préjudice au fonctionnement du testicule, consiste en ce que, comme je l'ai observé plusieurs fois, le canal évacuateur des lobes testiculaires envahis se trouve complétement obstrué par des amas de spores sur lesquels sa paroi se rétracte ce qui entraîne son oblitération. De cette double action destructive et oblitérante du testicule, peut résulter, dans les infections intenses une véritable castration parasitaire.

Chez les *Scaurus* femelles, l'action du parasite sur les organes sexuels est toujours moins grave. L'infection des cellules vitellogènes (*c* fig. 7 Pl. VIII) et des cellules de la gaîne ovigére (*c* fig. 3 Pl. VIII) et même leur disparition en maints endroits sous l'action du *Sporomyxa* (*p*, *p'* fig. 3 et 7 Pl. VIII) qui se substitue à celles-ci, n'apporte en effet que des troubles insignifiants dans la nutrition de l'œuf et dont celui-ci ne paraît nullement se ressentir. D'autre part, il importe de rappeler que le parasite ne pénétre jamais dans la cellule-œuf (*o* fig. 3 Pl. VIII). Et si parfois il réussit à franchir la paroi de la gaîne, il s'étale simplement à la surface de l'œuf qu'il déprime légèrement sans s'enfoncer dans le vitellus (*p''* fig. 3 Pl. VIII).

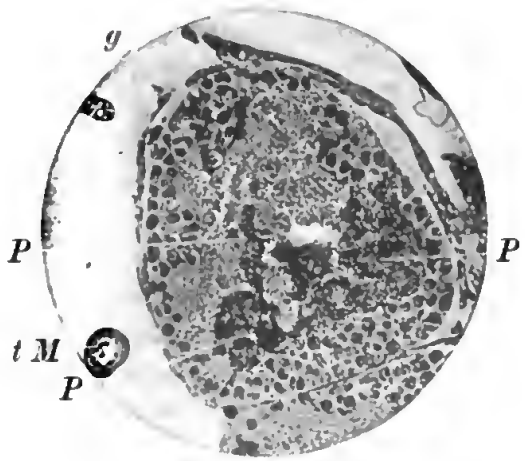
Je ne crois pas non plus que la présence, toujours en quantité considérable, de parasites dans le corps graisseux (fig. 1 Pl. VIII), puisse apporter un grand trouble dans le fonctionnement vital de

l'hôte. Les cellules envahies ne montrent en effet tout d'abord aucune altération notable si ce n'est parfois une légère hypertrophie du



Photogr. B.

Coupe à travers un lobe testiculaire de Scaurus envahi par Sporomyxa. (× 50 d.) *P* parasite à l'état sporulé formant des plages sombres au milieu des cellules sexuelles. *sg* zone à spermatogonies. *sc* zone à spermatocytes. *sz* zone à spermatozoïdes. *cd* canalicule déférent.



Photogr. C.

Coupe oblique à travers un autre lobe testiculaire de Scaurus envahi par Sporomyxa. *P* Plages sombres formées par des amas de spores de Sporomyxa. *t M* coupe d'un tube de Malpighi renfermant des Ophryocystis. *g* corps graisseux envahi par Sporomyxa. (× 50 d.)

noyau avec hyperchromatose du suc nucléaire mais sans qu'il se manifeste aucune réaction inflammatoire aigüe. Plus tard, il est vrai, un grand nombre d'entre elles sont détruites et l'organe se creuse de vastes lacunes remplies finalement par les spores; mais il n'en résulte en somme que la disparition d'une quantité plus ou moins grande de réserve graisseuse de l'hôte, dont le préjudice ne ponrrait être grave qu'au moment de la nymphose, si toutefois les larves sont susceptibles d'infection ce que nous ignorons actnellement.

Les seules réactions défensives de l'organisme envahi contre le parasite s'observent en certaines régions superficielles du tissu graisseux, notamment autour des testicules. On voit alors, en certaines places où les parasites sont nombreux et confluents, et surtout lorsqn'ils sont à l'état de spores ou de sporoblastes, quelques cellnles conjonctives se tasser étroitement autour des amas parasitaires pour former uu kyste réactionnel étouffant l'envahisseur qui ne tarde pas à dégénérer (fig. 21 Pl. VIII). Dans le voisinage de ces kystes, les cellules adipeuses montrent souvent leur noyau en amitose (fig. 21 Pl. VIII) ce qui porte à penser que les cellules défensives qui prennent part à la formation kystique sont de jeunes éléments du tissu graisseux, se multipliant par division directe sous l'action du parasite. Cuénot (1901) puis Duboscq et moi (1902) avons signalé un mode de défense analogue chez les Grillons domestiques parasités par nne Grégarine cœlomique, le *Diplocystis major*.

En outre, des stades de dégénérescence du *Sporomyxa* soit à l'état végétatif soit à l'état de sporoblastes ou de spores, s'observent assez fréquemment au seiu du tissu graisseux sans qu'il y ait formation préalable de kystes de défense autour de lui. Le cytoplasme du parasite devient fortement colorable en même temps que la membrane nucléaire disparaît et que la chromatine se disperse en boules nombrenses dans toute la cellule. Puis celle-ci se ratatine et se résout finalement en balles chromophiles sans qu'on puisse reconnaître la cause de ce processus dégénératif.

Position systématique du Sporomyxa.

Les affinités du *Sporomyxa*, autant qu'on pent les rechercher avec ce que nous connaissons maintenant de son évolution, paraissent manifestement du côté des Myxophytes plutôt qne du côté des Myxozoaires. En effet, dans l'ignorance où nous sommes actuellement de la destinée de la spore durable, et en supposant que, absorbée à nouveau par l'être approprié, elle donne directement naissance à un

germe amiboïde qui gagne le cœlome ponr envahir les tissns ce qui semble assez probable, le *Sporomyxa* montre ainsi comme caractères essentiels, sa forme amiboïde, sa nutrition par la surface du corps, sa reproduction par division et finalement sa dissociation en spores libres sans formation de sporanges ni d'appareil fructifère quelconque. Or, un Protiste présentant de tels caractères ne peut appartenir qu'aux Mycétozoaires, aux Sarcodines ou aux Sporozoaires.

Parmi les Sporozoaires, il ne pourrait s'agir que d'une Myxosporidie ce qui est inadmissible en raison de la structure si caractéristique de la spore myxosporidienne, ou d'une Haplosporidie, groupe dont les limites inférieures sont imprécises et se perdent dans les Myxomycètes ou les Chytridiacées mais dont les réprésentants typiqnes, *Haplosporidium* et *Urosporidium* à spores groupées en sporange à la maturité, n'ont rien de commun avec le parasite qui nons occupe.[1]) Faut-il, pour s'en débarasser tout de suite placer notre organisme à la suite de ces formes douteuses et encore mal connues que Caullery et Mesnil (1905) réunissent dans leur groupe IV et rattachent avec doute à lenrs Haplosporidies? Ce serait l'égarer encore davantage. Du reste, cette solution, commode à la vérité, me paraît d'autant moins recommandable que le *Sporomyxa* présente des affinités bien plus étroites avec des formes dont la position est actuellement parfaitement définie.

Les relations du *Sporomyxa* avec les Myxozoa (Sarcodines) sont certainement plus étroites qu'avec les Sporozoaires en raison de la forme amiboïde et du mode de multiplication des stades végétatifs; mais l'immobilité, le mode de nutrition, la sporulation et la présence de cellulose dans la paroi sporale, l'en éloignent pour le faire rentrer indiscutablement dans les Protophytes. Enfin parmi ces derniers il ne semble pas qu'il y ait hésitation à le placer dans les Myxophyta on Myxomycètes en raison de son caractère amœboïde et de son mode de reproduction.

Je considère donc le *Sporomyxa* comme un Myxomycète et les analogies morphologiques et biologiques qu'il présente avec les *Plasmodiophora* prêtent un puissant appui à cette manière de voir. Reste toutefois à discuter la position du *Sporomyxa* dans le groupe vaste et quelque peu disparate des Mycétozoaires.

Schröter (1889) qui, non sans raison, tend à éliminer des Myxomycètes la plupart des Monadinea de Zopf (1885) ponr les

[1]) J'ai eu plusieurs fois l'occasion d'observer dans des Oligochètes, des *Haplosporidium* typiques et je puis affirmer que le *Sporomyxa* n'a aucnne affinité avec ces organismes.

rattacher aux Sarcodines (Myxozoa) divise ses Myxomycètes emend. en Acrasieae, Phytomyxinae et Myxogasteres. De ce dernier groupe qui représente les Myxomycètes supérieurs à vie libre aérienne et à sporange constant, de forme définie et souvent compliquée, il ne peut être question ici. Reste donc les Phytomyxiuae formes parasites dont le *Flasmodiophora* est le type, et les Acrasieae formes saprophytes.

Or, si d'uu côté le *Sporomyxa* présente en commun avec le *Plasmodiophora* son parasitisme intracellnlaire et de uombreux caractères cytologiqnes ainsi qn'ou a pu le voir au cours de ce travail, son mode de sporulation, la forme et surtout la taille de ses spores le rapprochent encore davantage des Acrasiées inférieures et uotamment du *Sappinia pedata* [Dangeard]. Ce Myxomycète découvert par Dangeard (1896) vit sur le crottin de cheval sous forme de myxamibes qui se multiplient par divisiou comme le *Sporomyxa* et donneut finalement au terme de la vie végétative, des spores uuinucléées (?) disposées en amas irréguliers épars à la surface du milieu de culture. Il n'y a pas trace d'appareil sporifère, les spores ne contractant entre elles aucune adhérence. C'est là un mode de multiplication et de sporulation qui rappellent tout à fait le *Sporomyxa* et l'analogie est encore complétée par ce fait que les spores de *Sappinia* comme celles de notre organisme, ont leur snrface externe légèrement ridée.

Par son mode de sporulatiou, le *Sappinia* de Dangeard se place tout à fait à la base des Acrasiées dont les autres représeutants possèdeut, comme on le sait, un appareil sporifère individualisé. C'est ainsi que chez les *Copromyxa*, formes eucore inférieures d'Acrasiées, les spores sont déjà réunies en un amas sporangial massif et que, chez les Acrasiées plns élevées comme les *Guttulina* et les *Acrasis*, l'appareil sporifère moutre un pédoncule différeucié. *Sporomyxa* se place donc avec *Sappinia* tont à fait à la base des Acrasiées, et, en raisou de sou parasitisme intracellulaire et de ses caractères cytologiques, il constitue un type intermédiaire eutre les Phytomyxinées (Plasmodiophorées) et les Acrasiées.

Si l'ou remarqne en outre que les *Scaurus*, hôtes dn *Sporomyxa*, se nonrrissent fréquemment des excréments vieux et plus ou moins desséchés de Mammifères herbivores, il est assez rationnel d'admettre que ce champignon parasite tire son origine de formes saprophytes d'Acrasiées voisines des *Sappinia* qui, d'abord introduites dans le tube digestif de l'insecte avec la uourriture qui leur sert de substratnm, se sont peu à peu adaptées à nn parasitisme plus étroit ponr aboutir

à la forme cœlomique *Sporomyxa*. A l'appui de cette manière de voir concernant la phylogénie dn *Sporomyxa*, je puis dire que j'ai observé plusienrs fois dans le tractus intestinal de certains Ténébrionides d'Algérie (notamment des *Akis*) d'antres champignons parasites appartenant à des groupes plus élevés que les Myxomycètes et dont les caractères morphologiqnes rappellent tout à fait ceux de certaines formes saprophytes desquelles sans donte il sont dérivés.

Au point de vue de la pathologie gènérale notons pour terminer que le *Sporomyxa*, parasite intime des tissus d'un Arthropode, est un organisme purement destructeur des cellules qu'il envahit. Il n'exerce snr celles-ci aucune action proliférative et par conséqnent ne provoque nullement la formation de véritables tumeurs réactionelles.

Diagnose.

Genre ***Sporomyxa*** (n. g.). Myxomycète endoparasite à stades végétatifs amœbiformes apparemment immobiles se multipliant par division et pourvns de 1, 2, jusqu'à 6 ou 8 noyaux. Pas de vrais plasmodes de fusion. Spores ovoïdes grandes, libres on en amas, sans formation de sporange.

Sporomyxa scauri (n. sp.). Caractères du genre. Spores ovoïdes ordinairement nninucléées de 10 $\mu \times 8\ \mu$ en moyenne, à paroi finement striée.

Habitat: Endoparasite dans le corps graisseux, les organes génitanx, le sang de *Scaurus tristis* [OL.]

Localité: Algérie . . Province d'Oran.

Index bibliographiqne.

1905 CAULLERY, M. et MESNIL, F.: Recherches sur les Haplosporidies. Arch. zool. expér. 4e série T. IV No. 3.

1901 CUÉNOT: Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. Arch. de Biologie T. XVII 1900.

1896 DANGEARD: Contribution à l'étude des Acrasiées. Le Botaniste 5e série T. 1.

1902 ERICKSSON: Ann. d. Sc. natur. Bot. 8e série T. XIV 1902.

—: Arch. f. Botan. Bd 1.

1884 GÖBEL: Tetramyxa parasitica in Flora No. 3 Taf. VII.

1892 KOROTNEFF: Myxosporidium bryozoïdes. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 53 p. 591—596.

1907 Kränzlin, Helene: Zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien bei den Trichien und Arcyrien. Arch. f. Protistenk. Bd. IX 1907.
1902 Léger, L. et Duboscq, O.: Les Grégarines et l'épithélium intestinal chez les Trachéates. Arch. de Parasitol. VI No. 3 Paris.
1905 Léger, L. et Hesse, E.: Sur un nouveau Protiste parasite des Otiorhynques. C. R. Soc. Biol. Paris T. LVIII p. 92.
1899 Nawaschin: Beobachtungen über den feineren Bau und Umwandlungen von Plasmodiophora brassicae Woron. Flora Bd. 86.
1900 Podwyssotzki: Myxomyceten resp. Plasmodiophora brassicae Woron. als Erreger d. Geschwülste der Tiere. Centralbl. f. Bakt. Bd. 27 Nr. 3.
1902 —: Über die experimentelle Erzeugung von parasitären Myxomyceten-Geschwülsten vermittels Impfung von Plasmodiophora. Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 47 1902.
1905 Prowazek, S.: Über den Erreger der Kohlhernie Plasmodiophora brassicae Woron. und die Einschlüsse in den Carcinomzellen. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. XXII Heft 2.
1889 Schröter: Myxomycètes. in: Die natürlichen Pflanzenfamilien von Engler und Prandtl I. Teil 1. Abt. Leipzig 1897.
1904 Stempell, W.: Über Nosema anomalum. Arch. f. Protistenk. Bd. 4.
1900 Toumey: Arizona Exp. Stat. Bullet. 33.
1904 Tischler, G.: Kurzer Bericht über die von Eriksson und mir ausgeführten Untersuchungen über das vegetative Leben des Gelbrostes (Puccinia Glumarum). Biol. Centralbl. Bd. XXIV Nr. 13.
1877—78 Woronin, M.: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. XI.
1882 Zopf, W.: Sitz.-Ber. d. botan. Vereins der Provinz Brandenburg. Juin 1882.
1883 —: Über einen neuen Schleimpilz im Schweinekörper Haplococcus reticulatus. Biol. Centralbl. 1883 Bd. III No. 22.
1885 —: Die Pilztiere oder Schleimpilze. Breslau.

Explication de la Planche VIII.

Sporomyxa scauri n. g., n. sp. × 1250 d.

(Reproduction en noir de figures obtenues par fixation au Flemming et coloration à la Safranine.)

Fig. 1. Coupe à travers un lambeau de tissu graisseux d'un *Scaurus* fortement infesté. *a* stade de schizogonie binaire; *b* stade globuleux mononucléé; *c* stade ovoïde à 2 noyaux; *d* stade allongé à 4 gros noyaux; *e* amas de spores dont l'une *e* montre 2 noyaux; *e'* spore montrant les stries de la paroi; *f* 2 stades mononucléés accolés; *g* et *h* stades amœbiformes à limite imprécise et se confondant avec le cytoplasme de la cellule hôte; *i* stade à 2 noyaux en mitose; *k* stade massif à 8 noyaux; *l* stade allongé mononucléé; *m* stade hyalin à 2 noyaux avec chromatine condensée sur le karyosome; *n* noyau des cellules du tissu adipeux; *o* stade à 4 noyaux à chromatine condensée; *p* stade à 2 noyaux contigus précédant la sporulation.

Fig. 2. Stade sphérique mononucléé.

Fig. 3. Coupe d'une portion de gaîne ovigère infestée; *c* cellules de la gaîne; o coupe d'une portion d'œnf (vitellus); *p*, *p'* parasites dans les cellules de la gaîne ovigère; *p''* parasite insinué entre la gaîne et l'œuf dont la surface se trouve ainsi déprimée.

Fig. 4. Stade sphérique à 4 noyaux, du sang de *Scaurus*.

Fig. 5. Logette testiculaire du *Scaurus* avec spermatozoïdes mûrs *sp*, *c* noyau des cellules de la paroi; *p* parasite à 4 noyaux.

Fig. 6. Stade binucléé du sang de *Scaurus*.

Fig. 7. Coupe de l'ovaire d'un *Scaurus* infesté dans la zone des cellules vitellogènes. *c* cellules vitellogènes; *p*, *p'* parasite.

Fig. 8 à 10. Spores à différents stades de fusion des noyaux.

Fig. 11 à 16. Divers stades de la formation des spores mononucléées.

Fig. 17 à 20. Divers types de spores géantes ou anormales multinucléées.

Fig. 21. Lambeau de tissu graisseux de *Scaurus* montrant en *c*, *c'*, un kyste réactionnel de défense enveloppant un amas de spores dont quelques-unes en voie de dégénérescence et en *a* un jeune parasite mononucléé à noyau en mitose; *g* noyau des cellules adipeuses; *g'* un de ces noyaux en voie de division directe.

Fig. 22. Portion d'une coupe d'un testicule infesté dans une zone à spermatocytes. *a* spores du parasite à divers stades de leur formation; *s* spermatocytes normaux dans la loge voisine; *s'* spermatocytes à divers degrés d'altération sous l'action du parasite; *b* balle cytoplasmique à nombreux grains chromatiques représentant un spermatocyte complètement dégénéré; *c* cellule pariétale altérée et détachée; *p* parasite au stade végétatif.

Fig. 23. Stade à 3 noyaux dont l'un avec ses 2 nucléoles semble se préparer à la division directe.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

The Life Cycle of a species of Crithidia parasitic in the intestinal tract of Gerris fossarum FABR.

By
Captain **W. S. Patton**, M. B. Edin., J. M. S.

(With Plate IX.)

The researches of the late Dr. SCHAUDINN (1) into the relation of the Flagellata to certain intracellular parasites have been the means of drawing attention to those flagellates which lead a parasitic life in the intestinal tracts of Arthropods. Although in 1898 Ross (2) described snch flagellates from the alimentary tracts of the larva, nymph, and adult of various species of *Culex* mosquitoes in India, their occurrence in blood sucking insects has, in more than one instance, led to their being described as further stages in the development of a Haemoflagellate. In addition to the bearing the stndy of these flagellates has on the Trypanosomata I (3) recently pointed out that certain species of *Herpetomonas* and *Crithidia* have a stage in their life cycles when they are very similar in form to the LEISHMAN-DONOVAN body as seen in the human tissues and that the *Herpetomonas* in particular passes through the same multiplicative processes as the parasite of Kala Azar does in man and in the bed bug *Cimex rotundatus*. The similarity betwen the flagellate stage of *Herpetomonas* and that of the LEISHMANN-DONOVAN body has been pointed ont by ROGERS (4), bnt owing to the fact that the non-flagellate stages of *Herpetomonas* and *Crithidia* are very little known their resemblance to the similar stage of the human parasite is less widely recognised. There can therefore be little doubt that the study of these insect flagellates

will prove of the utmost importance in helping one to arrive at the exact biological position of the Leishman-Donovan body.

The present paper is a description of the species of *Crithidia*, which as I have mentioned above, has a non-flagellate stage similar to the Leishman-Donovan body and as there is at present no complete account of a flagellate of this genus the object of the investigation has been to work out in detail its life history especially the method by which infection is acquired. The parasite was first found in January 1907 in the alimentary tract of *Gerris fossarum* [1], and later in a species of *Microvelia* and in a water bug related to *Perittopus*. These bugs are fonnd either together or separately in all the ponds and tanks in Madras where they live on the juices of insects which fall into the water. As *Microvelia* was readily obtained in large nnmbers and all the specimens examined were infected I selected it for the study of the parasite. The adult female of this species measures $1^1/_2$ millimetres in length, its head, pronotum, and body beneath are pisceous; the anterior margin of its pronotum. antennae, and legs are ochraceous; the hemelytra are creamy white and reach the apex of the abdomen and the veins dull ochraceous. The female bug lays on an average ten eggs which are placed on a leaf or piece of twig and at the end of three days the nymphe hatch ont. They moult five times and after the last ecdysis the male bng fixes himself on tor the dorsal surface of the yonng female remaining there till she is ready to ovnlate some weeks later.

The alimentary canal of this species of *Microvelia* consists of a long narrow œsophagus which opens into the short sacculated crop. Following the crop is the midintestine which is a short dilated tube and nearly always contains a greenish yellow fluid. The midintestine opens into the small intestine and at the junction of the two fonr long narrow malpighian tubes arise; the small intestine opens into the dilated colon which is continuons with the short straight rectum.

Specimens of *Microvelia* of all ages were collected and placed in trays the adults being separated from the nymphs. On dissecting out the alimentary tract of a nymph or an adult bug it was mounted in a drop of normal saline solntion on a slide under a coverslip sealed with vaseline; the parasites were then easily studied with high power objectives in the unrnptured or ruptnred crop and midgut. On examining fresh preparations of the intestinal tracts of

[1]) I have to thank Mr. Distant for identifying these water bugs for me.

adult bugs the flagellates were seen not only in the crop and midgut bnt also in the small intestine and hindgut, and on expressing the flnid contents of the latter round nonflagellated forms were seen among the adult flagellates. The discovery of these round forms in the rectnm of the adult bug led to a careful search being made for similar parasites in the crops of the nymphs. The intestinal tracts of very young nymphs were dissected ont in normal saline solntion. The crop after isolation was ruptured with two needles and its contents were made into a thin film with a small piece of glass. The preparations were dried and fixed in Merk's methyl Alcohol and stained with Giemsa's stain it being fonnd that this method of fixing and staining the parasites gave the best resnlts. In the majority of the films the parasites were flagellated and were seen in masses either attached to the cells lining the crop or free in its flnid contents; in a few instances the round nonflagellated forms exactly similar to those seen in the rectnm of the adnlt bng were found and it was possible to stndy the method of formation and growth of the flagellnm. It was however clear from these appearances, that very shortly after the round parasites are ingested by the bugs they flagellate and begin to mnltiply so that it is only after examining many hnndreds of specimens that the earlier stages preceding flagellation can be studied. It was therefore concluded that the flagellates on encysting in the rectnm of the adult bug are passed out into the water where they may be ingested either by the adults or the nymphs.

In a stained preparation of the crop of a nymph in which the nonflagellate forms occur the parasites are seen as round, oval or pearshaped bodies (Plate IX fig. 1) measuring from 4 μ to 6 μ in length and from 3 μ to 4 μ in breadth. Their protoplasm is granular, stains a light pink towards the centre and deep blue all along the margin; the nnclei which are usually seen lying towards one side of the cell are circular in shape, they stain light pink and contain a nnmber of dark chromosomes. The blepharoplasts which are generally situated at some distance from the nuclei towards the periphery of the cells are rod shaped and stain deep magenta and if seen on end appear as small black dots. In some of the specimens these round forms had increased in size becoming almost circular, their protoplasm staining a delicate blue and containing a few small circular vacuoles. In some of the films made from the crop contents of the nymphs I was able to study the method of formation of the flagellum. In one of the enlarged vacuolated

parasites a small pink staining area was seen between the blepharoplast and the periphery of the cell, while in others this structure had increased in size appearing as a distinct pink rod attached along the margin of the cell (Plate IX fig. 2). It will be seen then that this pink staining rod, which represents the flagellum, instead of at once projecting freely from the body of the parasite, is attached to its margin by a rudimentary undulating membrane, which can often be recognised as a faint pink band between the flagellum and the body of the parasite. In all the later stages of the growth of the flagellum it was seen arising from an achromatic area close to the blepharoplast though not attached to it and passing along the periphery of the parasite (Plate IX figs. 3 and 4). Simultaneous with these changes the blepharoplast increases in size and the nucleus becomes full of chromosomes, while in the protoplasm of the cell appear a number of light pink staining granules. As growth proceeds the blepharoplast approaches the nucleus drawing with it the adjacent part of the flagellum; the blepharoplast elongates and divides and at the same time the flagellum thickens and begins to split longitudinally. A further stage is seen where the two halves of the blepharoplast have separated each being accompanied by its own flagellum (Plate IX figs. 5, 6 and 7). In none of the specimens was there any evidence to show that the second flagellum was produced in any other way than by direct division of the original one, and throughout the development of the parasite this method of its formation is maintained. In many of the parasites the two blepharoplasts are connected by a delicate pink filament (Plate IX fig. 7). In some of the cells the division of the blepharoplast was preceded by that of the flagellum (Plate IX fig. 8) but in the majority of parasites the blepharoplast and flagellum divide at the same time.

The flagellum when first formed is attached to the margin of the cell and as it grows it passes round the periphery from about one third to one half the circumference of the parasite after which it begins to protrude freely, at this point the rudimentary undulating membrane apparently ends (Plate IX figs. 5, 6, 7 and 8). Considerable variation however is met with in these appearances for it was found no matter by what method the films were made that the flagella in many instances were torn away from the bodies of the parasites and their free portions appeared much longer than they were in reality (Plate IX figs. 7 and 8). Shortly after the division of the blepharoplast and flagellum the nucleus begins to show indications of division becoming elongated, its two poles containing groups of

chromosomes and the central portion staining lightly (Plate IX figs. 9 and 10). On separation of the two daughter nnclei the parasite splits longitudinally, the nuclei passing to the sides while the blepharoplasts and their accompanying flagella remain on the inner side of each parasite (Plate IX figs 9, 10 and 11). On separation of the two parasites each in turn begins to divide again, the flagellum and blepharoplast, dividing first and lastly the nucleus, so that eventually rosettes of from eight to forty or more cells are produced (Plate IX fig. 21).

Parasites exhibiting these changes measure from 6 μ to 10 μ in length and from 4 μ to 8 μ in breadth, their protoplasm is granular staining a deep blue and contains a number of vacuoles and groups of pink staining granules.

It will be seen therefore that division of the parasites does not take place before the formation of the flagellum, but that after flagellation multiplication by consecutive longitudinal division results in the formation of masses of rosettes attached to the intestinal epithelium. In each rosette the nuclei are situated towards the centre and the flagella although first forming along the inner sides pass out and protrude freely and in fresh preparations are seen in violent agitation. Eventually the parasites break off and swim away from the rosettes. These round flagellated forms have a very characteristic appearance, the nuclens is usually sitnated centrally and the blepharoplast to one side and from a point in close proximity to it the flagellum passes round the circumference of the parasite giving it an nndulating contour (Plate IX figs. 12, 13 and 14). In stained films the posterior or non flagellate ends of many of these parasites were considerably elongated (Plate IX figs. 15, 16 and 17) and in some the anterior ends were seen to be drawn ont along the attached flagella (Plate IX fig. 18). This attenuation of the anterior ends of the parasites is most probably due to the further growth of the flagellum and it can therefore be readily understood that the elongation of both poles of the parasites would eventually result in the formation of a typical adult flagellate (Plate IX fig. 19 and 20). In many of the rosettes the parasites were seen in process of elongating so that it is probable the majority of these long forms are produced while still attached to the rosette.

In stained films the rudimentary undulating membrane of these large oval forms can be clearly demonstrated more especially between the nndulations of the flagellum. It is seen as a delicate pink staining band attached on one side to the flagellum and on the

other to the deep blue periphery of the parasite (Plate IX fig. 13 and 14). In all these cells varying stages in the division of the blepharoplast, flagellum and nucleus can be recognised (Plate IX figs. 12, 15, 16, 18 and 19), and if the division has taken place before the cell has fully elongated shorter forms may be produced such as I shall refer to later.

The elongated parasites vary in length from 15 μ to 45 μ and from 2 μ to 4 μ in breadth, their protoplasm stains a delicate blue throughout; their posterior ends which contain groups of small round vacuoles may be either blunt or pointed (Plate IX figs. 23 and 24); their anterior ends are always attenuated being drawn out to fine points to which the flagella are attached by the narrow undnlating membranes. The nnclei are oval in shape and are situated in the centre of the parasites, they stain light pink and as a rule contain eight chromosomes arranged along their circumference. The blepharoplasts are always situated from 1 μ to 1,5 μ in front of the nnclei except in the forms about to divide when they are situated close up to the nuclei (Plate IX figs. 23, 24, 25, 26 and 29); they are rod shaped and lie at right angles to the long diameter of the cells. The flagella arise from a point in close proximity to the blepharoplasts but are never directly attached to them and passing along the attenuated anterior ends finally project freely. The undulating membranes of the adult flagellates are so narrow that they can only be seen as faint pink bands lying between the dark flagella and the margin of the blue staining anterior ends. Plate X fig. 29 shows a long parasite in which the flagellnm has become separated in a great portion of its length from the anterior end of the parasite which is clearly seen terminating in a fine point still attached to the flagellum. These long forms are commonly seen agglomerated together be their anterior ends to particles of food (Plate IX fig. 22) and this appearance must be distinguished from the true rosette which as I have pointed out above is formed by the consecutive division of one cell at a mnch earlier stage. A reference to Plate IX figs. 20, 23, 24, 26, 27, 28, and 29 will show that there is considerable variation in the size and shape of the elongated flagellates, and it is evident that no definite form can be taken as a type of this stage so that no importance can be attached to the length of the parasite. In the shorter as well as in the thinner forms all stages of longitudinal division were observed. The blepharoplast enlarges, approaches the nucleus and may be seen as a thick rod or a round dot measuring as much as 1 μ in diameter

(Plate IX figs. 24, 25, and 27); at the same time the flagellum thickens and begins to split (Plate IX fig. 26) and later the blepharoplast separates into two. The nucleus elongates and as described above finally divides into two. The protoplasm of the parasite begins to divide towards the anterior end (Plate IX fig. 31) and as this process proceeds the rapid vibration of the flagella undoubtedly facilitate further separation (Plate IX fig. 32); the anterior ends of the parasites become completely separated and as shown in Plate IX fig. 33 they may be seen attached by their posterior poles. In numerous instances this process of division was followed from its commencement till the newly formed parasites broke away and they in turn again began to divide.

When an oval flagellate divides prior to elongation two shorter forms are produced (Plate IX figs. 34, 35, and 36). These shorter forms are themselves capable of longitudinal division without first elongating (Plate IX figs. 36, 37, 39, 40 and 41) giving rise to very short parasites measuring from 2 μ to 4 μ in length and 1 μ to 1. 5 μ in breadth. In these minute parasites the nucleus is situated in the centre and the blepharoblast about 1 μ anterior to it; the flagellum measuring from 5 μ to 10 μ in length is attached along the attenuated anterior end (Plate IX fig. 42) though owing to the small size of these flagellates it was often difficult to demonstrate the extent to which the anterior end was actually drawn out.

As a result of the further longitudinal division of the long thin forms, parasites more and more attenuated an produced which are themselves capable of division (Plate IX figs. 43, 44, 45 and 46) till very thin spirochæte-like flagellates are formed (Plate IX fig. 47). These parasites often measure less than 1 μ in diameter and from 8 μ to 10 μ in length. The nucleus consists of a number of granules while the blepharoplast is seen as a small rod from 1 μ to 1.5 μ anterior to it.

In the extremely thin forms it was impossible to recognise the attenuated anterior ends and they appeared to consist only of long stont flagella. The marked polymorphism exhibited in the flagellated stage of this parasite is undoubtedly due to the fact that there is no regularity observed in its development and that the repeated longitudinal division results in minute as well as long forms.

I have devoted special attention to the movements of the free flagellated forms of this parasite. The oval flagellates shown in Plate IX figs. 12 to 17 progress very slowly by a rolling movement, the flagellum can be observed vibrating all along the margin

of the parasite and its free end lashes from side to side. The long stout flagellates move mnch more rapidly, the body revolving ronnd and round, the flagellum drawing it along by its rapid vibrations. In the very long forms the anterior end exhibits a lashing movement while the posterior end is seen to bend from side to side. The small and attennated forms move very rapidly darting across the field of vision. The study of the long forms during division was of great interest (Plate IX figs. 30 to 33); it is most probable the parasite attaches itself by its posterior end till division is completed. At first the single flagellum is seen moving from side to side coiling and nncoiling itself and on the formation of the second flagellum division commences at the anterior end; as division proceeds the two parasites are seen moving freely and on the posterior ends separating swim way. This process is a very rapid one lasting from three to fonr minutes. I have never been able either in fresh or stained preparations to observe any process of unequal longitudinal division, and any disparity between the size of two opposed parasites is explained by a more rapid growth of the larger.

From the above it will be seen that the parasites shown in Figures 7 to 18 do not represent the so-called Gregarine or resting stage but are young growing forms. I have been nnable to observe any sexual dimorphism in the elongated flagellates as the extreme differences in size only represent early and late stages of longitndinal division and this view is snpported by the failnre to find any sexual process. This then concludes the description of the active multiplicative stages in the development of the parasite and it now remains to follow the method of encystment.

In order to study this stage it is necessary to keep a large number of adult bugs for a considerable time and to dissect them at varying intervals. As was mentioned above the mature flagellates of all sizes are found not only in the crop but also in the midgut, small intestine and rectum. On smearing out a number of rectnms and their contents as described above, and staining the films with Giemsa's stain, in addition to the ordinary flagellates there were seen a number of forms exhibiting the earliest changes towards encystment. The central portion of the bodies of some of the flagellates were globular (Plate IX fig. 48) and in addition to this the posterior ends of some were shortened appearing as short processes projecting from the globular body of the parasite (Plate IX figs. 51 to 56); at the same time the anterior end which stains less deeply shortens and parasites exhibiting all the stages in this

process up to their final rounding up are shown in Plate IX figs. 53 to 56. While these changes are taking place the nucleus which at first was situated centrally now occupies one end of the parasite, it stains uniformally deep red and is often surrounded by a clear zone (Plate IX figs. 53, 54 and 55). The blepharoplast which was at first towards the periphery of the cell passes closer up to the nucleus. As the anterior end of the parasite shortens the flagellum gradnally becomes more and more free so that eventually it is only attached by a short intracellnlar portion (Plate IX figs. 50 and 51). The parasites are now oval or circular in shape and measure from 4 μ to 6 μ in length and from 3 μ to 4 μ in breadth, their protoplasm stains dark blue, is grannlar and slightly vacnolated. The attached portion of the flagellum next becomes absorbed as it can no longer be seen passing into the body of the cell bnt ends abruptly at the margin of the parasite (Plate IX figs. 57 to 63) and in one instance it was separated and seen lying close to the cell (Plate IX fig. 62). The encysted forms vary considerably in size so that it is very probable they originate from more than one type of elongated flagellate (Plate IX figs. 64, 65 and 66). The periphery of these cells stains pink with Giemsa's stain and is of the nature of a periplast. The fluid contents of the hindguts of adult bugs can readily be obtained without dissection by exerting pressure on the abdomen with a needle and in the fluid thus obtained the various long flagellates together with all the stages of encystment described above can be recognised. Many of the flagellates in faeces of the bugs judging from their indistinct outlines and faintly staining bodies were undergoing degeneration but such parasites can be easily distinguished from the true encysting forms. It would therefore appear that a large number of flagellates together with the encysted forms are discharged in the faeces.

Although I examined many specimens of *Gerris fossarum*, *Microvelia* sp.; and the water bug allied to *Perittopus* I was unable to find an uninfected one and judging from the fact that flagellates in all stages of development were found in their intestinal tracts it is probable many had become reinfected. A careful search was made for the parasites in the ovaries and eggs with negative results and they have never been found in any other situation but the intestinal tract so that it is extremely doubtful whether these bugs inherit the infection. As the nymphs become infected very early in their development the male bugs are also infected. Another possible method of infectiou must be mentioned. These bugs are in the

habit of attaching and killing each other and then feeding on the dead bodies and as I have frequently oberved that the flagellates remain alive for at least twelve hours in the intestinal tracts of the dead bugs they may in this way be sucked up.

Summary and Concluding remarks.

Like the *Herpetomonas* of *Culex pipiens* this flagellate of *Gerris fossarum* begins its life cycle in a form similar to that of the Leishman-Donovan body; it then increases in size and before dividing passes on to flagellation so that in the majority of the water bugs examined it is seen in this condition. The flagellum develops at the margin of the cell in close proximity to the blepharoplast and as it grows passes along the periphery of the parasite being attached to it by a narrow undulating membrane. While adhering to the intestinal epithelium the flagellates divide again and again resulting in the formation of masses of rosettes until almost the whole epithelium of the crop and midgut is covered by them. In each rosette the nuclei lie towards the centre, the blepharoplasts to one side while the flagella first developing along the inner sides pass out externally. The parasites elongate, the anterior end being drawn out as the attached flagellum increases in length so that groups of long forms attached by their posterior ends are produced; these elongated forms separate later and swim away but may often be seen agglomerated together by their flagellar ends. Longitudinal division proceeds rapidly, the blepharoplast and flagellum dividing first and then the nucleus resulting finally in small short forms and long thin ones. The parasites next pass down the intestinal tract where they may be seen in masses; some shorten, the posterior end being drawn in and later the anterior, until at length they are seen as round or oval bodies with long free flagella. The attached portion of the flagellum next becomes absorbed and is finally detached and the cyst appears as a round body with a circular nucleus and a rod shaped blepharoplast. This flagellate then passes its complete life cycle in the intestinal tracts of *Gerris fossarum*, *Microvelia* sp. and the species allied to *Perittopus*.

It is obvious from the very rich infections of these bugs that their intestinal tracts are well adapted to the life processes of the parasite. Although three species of mosquitoes, *Culex pipiens*, *Culex sp.* and *Anopheles barbirostris* were breeding in the same pond with the water bugs they never became infected.

Digitized by Google

In 1902 Léger (5) created the genus *Crithidia* for a flagellate organism which he found in the intestinal tract of *Anopheles maculipennis* naming it *Crithidia fasiculata* and in his description of the parasite he recognised two species oval and attenuated. The oval form was a short truncated parasite with a centrally placed nucleus and a blepharoplast situated close to it; a flagellum usually the length of the parasite protruded from the anterior end and was prolonged into its body up to the blepharoplast. The attenuated form was considerably elongated, the anterior end to which the flagellum was attached exhibiting an undulating contour which Léger believed was due to the presence of an undulating membrane; the blepharoplast was always situated anterior to the nucleus. In their recent paper Novy, Mac Neal and Jovrey (6) have described a flagellate from the intestinal tracts of a number of *Culex* mosquitoes in America and they have been able to cultivate it on blood agar for a considerable time. In the mosquitoes as well as in the culture medium two forms were recognised, a short oval body and a longer cylindrical one. In the shorter parasites the anterior ends from which protruded short straight flagella were truncated; the nuclei were at the posterior ends while the blepharoplasts lay close beside them.

In the longer forms the anterior ends were rounded, the nuclei were situated centrally and the blepharoplasts some distance anterior to them; the long flagella protruded freely so that no undulating membrane could be recognised. But this parasite in its adult flagellate stage differs from that of *Crithidia fasiculata* in that its anterior end is not drawn out the undulating membrane being absent. It is clear then tat the flagellate described from *Anopheles maculipennis* by Léger and that from *Culex* mosquitoes by Novy and his collaborators must represent two distinct parasites. In his description of *Crithidia fasiculata* Léger based the genus on the fact that the parasite was usually seen as a short truncated organism attached in bundles to the intestinal wall of *Anopheles maculipennis*, but as Novy Mac Neal and Jovrey have shown that at least two species of flagellates frequently occur in the same mosquito, the short forms of any one of them can hardly be taken as the type on which to base a new genus. I have shown in the present paper that such short forms only represent young growing parasites and unless all the intermediate stages as well as the adult flagellates are studied it is impossible to differentiate between two species when occurring in the same insect. It is most probable as the American observers point out that Léger was dealing with two distinct flagellates in

Anopheles maculipennis. This view is snpported by thy fact that the adnlt flagellate of *Crithidia fasiculata* is very similar to the adult form I have described above, while the yonng forms of Léger's parasite suggest a young *Herpetomonas* similar to that of *Culex pipiens* and have none of the appearances of a young *Crithidia.*

The genus *Crithidia* of Léger is therefore for the present best represented by all such flagellates in which the adnlt form is characterised by an attennated anterior end to which the flagellnm is attached by a rudimentary undulating membrane; the blepharoplast in all such flagellates is situated close up to the nuclens, never posterior to it. Those flagellates in which the undulating membrane is completely absent and in which the anterior end is ronnd or truncated, the blepharoplasts nsnally sitnated some distance anterior to the nuclens, should be regarded as belonging to the genus *Herpetomonas.*[1])

The flagellate which Novy, Mac Neal and Jovrey have recently described as *Trypanosoma culicis* readily falls into the genus *Crithidia* as in its adult form the anterior end is drawn ont and the flagellum is attached to it by a rudimentary undulating membrane. The parasites which they describe as spherical or club shaped (Ref. Plate II fig. 1 and Plate XII figs. 3 and 4) at once suggest the large ronnd or oval flagellates (Plate IX figs. 12 to 17) with the only difference that *T. culicis* has a diplosome. The forms of this parasite from the blood agar corresponded in every respect to those observed in the mosquitoes and from this the American observers conclnde that the flagellates in these insects represent cultural forms and that if able to grow in the blood current they would probably give rise to typical trypanosomes. It will however be seen that they have not studied the non flagellate stage of *T. culicis.* The fact that these flagellates are true insect parasites and have no connection with any blood flagellate makes it certain that in each case their complete life histories can only be stndied in their insect hosts and I have already pointed out it is in the alimentary tract of the larva, nymph or adult as the case may be that the non-flagellate stages are to be looked for.

---

[1]) I have recently had the opportunity of studying *Herpetomonas muscae domesticae* and *Herpetomonas sarcophae* and in each case I have heen unahle to demonstrate a donble flagellnm in the adult flagellates as described by Prowazek (7). A careful stndy of stained and fresh specimens of these parasites has shown that the appearance of a double flagellnm only represents an early stage of longitudinal division as shown in Plate IX figs. 34, 35, 43 and 44 of the present paper.

As the flagellate of *Gerris fossarum* goes through a cycle differing in many respects from that of any known vertebrate trypanosome and in its adult stages the blepharoplast never passes back posterior to the nucleus owing to its rudimentary undulating membrane, it will be best for the present to place it in the genus *Crithidia* and I propose naming it *Crithidia gerridis.*

In a recent paper Miss Robertson (8) has described a flagellate from the intestinal tract of *Pontobdella muricata* this parasite is of great interest as in the early stages of its development it is similar to *Herpetomonas* and *Crithidia* while in its adult stage it is allied to a true Trypanosome. In the crop and intestine of o newly fed leech nonflagellate forms are seen which are similar to the non-flagellate stages of *Herpetomonas* and *Chrithidia.* In the intestine of the leech these forms develop flagella and then appear as round or oval bodies with free flagella of varying lengths and suggest a young *Herpetomonas,* there being no evidence of an undulating membrane. In the next stage which is also found in the intestine of the leech the blepharoplast is seen passing back behind the nucleus drawing the flagellum with it. In some of these stages the parasite has the appearance of a young *Crithidia* (Ref. Plate VI figs. 40 and 41) the blepharoplast being alongside the nucleus and the flagellum is attached along the margin of the parasite. On the further lengthening of the parasite and the migration of the blepharoplast to some distance posterior to the nucleus the trypanosome appearance is produced. Miss Robertson makes no mention of the undulating membrane in these forms but from her figures it appears to be formed as the blepharoplast travels backwards. In her figures of the adult try-panosome the undulating contour so charateristic of the majority of vertebrate trypanosomes is absent the parasite appearing much stiffer; this suggests that the undulating membrane is extremely narrow and the flagellum therefore does not exhibit an undulating contour. The flagellate of *Pontobdella muricata* also shows the polymorphism in its adult stage spirochaete- like forms being produced as in the case of *Crithidia gerridis.* The life cycle of this leech flagellate suggests that it is in no way connected with *Trypanosome raiae* but is a true parasite of the leech. Further study of such forms will undoubtedly help in the classification of the Trypanosomata which at present it is difficult to separate on morphological differences alone.

Madras, November 1907.

References to Literature.

1) Schaudinn: Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochäte. (Vorläufige Mitteilung.) Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte 1904 20 pp. 387—439 20 figs.

2) Ross: Notes on the parasites of mosquitoes found in India between 1895 and 1899. Journ. of Hyg. 1906 6 p. 101—108.

3) Patton: Preliminary note on the life cycle of a species of Herpetomonas found in Culex pipiens. British Medical Journ. July 13th 1907.

4) Rogers: Further work on the development of the Herpetomonas of Kala Azar and cachexial fever from Leishman-Donovan bodies. Proceed. Roy. Soc. Biol. vol. 77 1906.

5) Léger: Sur un Flagelle parasite de l'Anopheles maculipennis. Compt. Rend. de la soc. de Biol. p. 354 1902.

6) Novy, MacNeal and Jovrey: The Trypanosomes of mosquitoes and other insects. Journ. Infect. Diseases vol. IV No. 2 April 1907 p. 223 to 276.

7) Prowazek: Die Entwicklung von Herpetomonas, einem mit den Trypanosomen verwandten Flagellaten. (Vorläufige Mitteilung.) Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte 1904 20 p. 440—452.

8) Robertson: Studies on a trypanosome found in the alimentary canal of Pontobdella muricata. Proceedings of the Royal Physical Society vol. XVII No. 3 August 1907.

Explanation of Plates.

Plate IX.

Figure 1. A group of young parasites from the posterior portion of the mid gut of a nymph. — a. Pear-shaped form with the blepharoplast at the periphery. b & c. Round forms with more central blepharoplasts. d & e. Two pear-shaped forms. f. A small round form with dark blue protoplasm.

Figure 2. A round form shewing the early formation of the flagellum at the margin of the cell, groups of granules are begining to appear in the protoplasm.

Figure 3. A round parasite with the flagellum seen as a distinct rod arising from a point close to the blepharoplast, the nucleus shews an increase in size.

Figure 4. A round parasite shewing further development of the flagellum.

Figure 5. An enlarged round form shewing the thickened blepharoplast passing towards the nucleus and drawing with it the adjacent portion of the flagellum; the free end of which is lying on the parasite.

Figure 6. A round form shewing the blepharoplast about to divide, the flagellum has grown round the margin and is begining to protrude freely.

Figure 7. Another round parasite shewing division of the blepharoplast and flagellum and the early changes in the nucleus preceding division.

Figure 8. A round parasite shewing the flagellum dividing before the blepharoplast.

Figure 9. A much enlarged round form in which the blepharoplast and flagellum have divided and the nucleus is about to do so.

Figure 10. A large oval form; a flagellum is seen passing along each side of the cell.

Figure 11. Complete longitudinal division of an oval parasite into two, one of which has grown more rapidly and is about to divide again.

Figure 12. A large oval form showing one end more pointed; note that the second flagellum is shorter than the original one, as division does not take place throughout the whole length.

Figure 13. A large oval form shewing the narrow undulating membrane lying between the undulations of the flagellum.

Figure 14. A similar parasite.

Figure 15. A round parasite shewing one end becoming pointed.

Figure 16. Further stage of the same.

Figure 17. A similar parasite in which the second flagellum is shorter than the original one, as seen in figure 12.

Figure 18. A large parasite shewing growth of the posterior end and further elongation of the anterior.

Figure 19. Further stage of the same which also shews commencing division into two shorter forms.

Figure 20. An elongated form with a long flagellum attached to the attenuated anterior end.

Figure 21. A true rosette consisting of eight parasites, in one of which division is already far advanced; note that the nuclei are towards the centre, the blepharoplasts are at the side of some and more towards the anterior ends in others, and the flagella which at first developed along the inner sides of the opposed parasites have passed out externally.

Figure 22. A pseudo rosette of elongated parasites agglomerated by their anterior ends to a particle of food.

Figure 23. An elongated form with a blunt posterior end.

Figure 24. Another elongated form with a pointed posterior end.

Figure 25. A large form shewing the blepharoplast in close proximity to the nucleus.

Figure 26. A similar form shewing the blepharoplast and flagellum about to divide.

Figure 27. A very long form with a circular blepharoplast, the flagellum is torn away from the greater part of the anterior end.

Figure 28. Another long form shewing division of the blepharoplast and flagellum.

Figure 29. A very long form, with blepharoplast and flagellum about to divide.

Figure 30. Two elongated forms showing divisional changes.

Figure 31. An elongated parasite commencing to separate at the anterior end.

Figure 32. Shewing further separation.

Figure 33. Two elongated forms attached by their posterior ends alone.

Figure 34. A short form shewing division of the blepharoplast and flagellum.

Figure 35. A club-shaped form shewing similar appearances.

Figure 36. A short parasite with a pointed posterior end about to divide.

Figure 37. Division of a similar parasite.

Figures 38 to 42. Stages in the division of the short forms, which eventually result in minute parasites.

Figures 43 to 47. Stages in the division of the long thin forms which eventually result in thin spirillar-like parasites.

Figure 48. Earliest changes towards encystment, the body of the parasite is becoming globular.

Figure 49. Retraction of the posterior end.

Figure 50. Retraction of the anterior end.

Figure 51. An oval form, both ends having retracted.

Figures 52 to 56. Various stages in the retraction, of the anterior end the posterior end having already become ronnd.

Figure 57. A ronnd cyst shewing the flagellum still attached by a short intracellular portion.

Figure 58. Absorption of the intracellular portion.

Fignres 59 to 61. Similar forms.

Figure 62. Flagellum become detached.

Figure 63. A ronnd form with the flagellum about to be shed.

Fignres 64 to 66. Cysts of various stages showing the circnlar nnclei situated at one end and the rod shaped blepharoplasts towards the other; no distinct capsnle can be recognised.

All the parasites were drawn with a camera lucida and, excepting figure 22 which is magnified 550 diameters, are magnified 950 times.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten zu Hamburg. Direktor: Geh. Medizinalrat Prof. Dr. Nocht.)

Über die Flagellaten im Darm von *Melophagus ovinus.*

Von

P. C. Flu,

Militärarzt der Niederl.-Westindischen Armee.

(Hierzu Tafel X.)

Trypanosomenähnliche Flagellaten im Darm von *Melophagus ovinus* wurden nach E. Pfeiffer zuerst im Jahre 1895 von L. Pfeiffer (Weimar) gesehen.

E. Pfeifer lieferte dann die erste Beschreibung dieser Organismen. Auf Anregung von Dr. v. Prowazek, dem ich an dieser Stelle für seine freundliche Unterstützung bei der Arbeit Dank sage, beschäftigte ich mich näher mit diesen Darmschmarotzern.

Melophagus ovinus lebt parasitisch auf Schafen. Das Weibchen ist ca. $^1/_3$ mal größer als das Männchen, sein Hinterleib ist heller gefärbt, die drei Beinpaare sind graciler gebaut im Vergleich zu den etwas kürzeren und dickeren Beinen des Männchens. In der Mitte des Kopfes, an der Unterseite, befindet sich der Saugrüssel. Die Tiere sind ovovivipar.

Bei der Präparation des Darmes trennt man mit einem Messer den Hinterleib kurz bei seiner Verbindung mit dem Thorax ab, fixiert das äußerste Ende mit einer Präpariernadel und streift vorsichtig mit einer zweiten Nadel die Eingeweide heraus.

Haben die Tiere frisch gesogen, dann fallen die mit Blut gefüllten Därme sofort auf. Bei Tieren, bei denen die Verdauung schon weiter vorgeschritten ist, ist der Darm schwarz, braun oder grau gefärbt. Bei einiger Vorsicht gelingt es mit unbewaffneten Augen den Darm ohne Schädigung irgendeines Organs in seiner ganzen Länge frei zu machen. Die Präparation nahm ich nach Pfeiffer's Angabe im Hammelserum vor; man kann aber beim Mangel dieses auch 0,9 proz. Kochsalzlösung benutzen, da ich die Parasiten hierin noch nach zwei Stunden beweglich sah. Die vitale Beobachtung stellte ich derart an, daß ich den Tropfen Serum, worin noch die Teilchen zerzupften Darmes lagen, einfach mit einem großen Deckglas überdeckte und die Ränder mit Vaseline umrandete. Die Beobachtung bietet in derartig angefertigten Präparaten größere Vorteile als im hängenden Tropfen, wo die Parasiten niemals lange eingestellt bleiben können und deshalb schwer zu verfolgen sind.

Zur Färbung wurden die Präparate feucht fixiert, indem sie nach Schaudinn auf heißen Sublimatalkohol geworfen und nachher mit Heidenhain's Eisenhämatoxylin oder gewöhnlichem Hämatoxylin gefärbt wurden.

Gute Resultate gibt auch die Osmium-Alkoholfixierung nach Plimmer-Bradford, die den Vorteil bietet, daß auch nach Romanowsky gefärbt werden kann. Man geht hierbei so vor, daß man die Objektträger oder Deckgläschen, die vorher gut gereinigt sein müssen, während einiger Sekunden den Dämpfen von Osmiumsäure exponiert, hiernach den Ausstrich anfertigt und weiter exponiert, bis die Schicht anfängt zu trocknen. Alsdann wird das Präparat in absoluten Alkohol getan, worin es 10—20 Minuten liegen bleibt, um nach Durchgang durch die Alkoholreihe in destilliertes Wasser zu kommen, worauf es beliebig gefärbt werden kann.

Für die Romanowsky-Färbung kam Giemsa's Farblösung zur Anwendung.

Die Parasiten trifft man in fast allen untersuchten Tieren an, die beweglichen Stadien aber immer in denjenigen Tieren, deren Darm noch frisches Blut enthält. Die Parasiten bohren sich nach Beendigung der Verdauung in das Darmepithel ein und man trifft im Darm nur Detritusmassen und einige später genauer zu beschreibende Ruhestadien an. Wie Pfeiffer angibt, ist die Desquamation des Epithels und die Regeneration desselben auch bei *Melophagus ovinus* genau so, wie es von Schaudinn bei *Culex pipiens* beschrieben worden ist.

Die lebenden Flagellaten sind lebhaft bewegliche, mit Geißel

gemessen 14—24 μ lange, lanzettförmige Tiere, die an dem einen Ende eine sich stark bewegende Geißel tragen, während das andere Ende meistens zugespitzt ist (Fig. 1 u. 2). Die Bewegung zeigt viel Ähnlichkeit mit den von v. Prowazek bei *Herpetomonas muscae domesticae* beschriebenen. Auch hier wird der Körper steif gehalten, während das Tier, mit der Geißel stark schlängelnd, zitternd durch das Gesichtsfeld schnellt. Ich glaube die steife Haltung des Tieres dem den Körper umgebenden, starken Periplast zuschreiben zu müssen.

Das Plasma ist etwas gelblich gefärbt und zeigt viele, stark lichtbrechende Körnchen. In einigen Tieren kann man den Kern als hellere Stelle in der Mitte des Körpers beobachten, meistens ist dies wegen der vielen Granula aber nicht möglich. Den Blepharoplast habe ich im Leben nicht beobachten können.

In frisch aus dem Darm hergestellten Präparaten findet man öfters Agglomerationen von einigen bis zu sehr vielen Individuen. Diese Agglomeration findet immer mit der Geißel nach innen zu statt. Ich habe oft während der Beobachtung von sich frei bewegenden Tieren beobachten können, wie sich einige mit dem Hinterende aneinander legten und schließlich Haufen von vielen Individuen bildeten, die mit dem Hinterende verbunden waren. Die einzelnen Tiere machten, genau so wie es von anderen Trypanosomen beschrieben, lebhafte Bewegungen mit der freien Geißel und versuchten loszukommen, was denn auch bisweilen gelang.

Im Deckglaspräparat können sich die Tiere im Serum über 8 Stunden im Leben halten (Zimmertemperatur). Im Eisschrank halten sie sich im Serum über 6 Tage.

Bei Färbung nach Giemsa nimmt das Plasma eine blaue Farbe an. Im Plasma findet man außer Kern und Blepharoplast die schon im Leben beobachteten Granula, die sich nach Romanowsky schwarzrot färben und mit Hämatoxylin rot, und wahrscheinlich Stoffwechselprodukte darstellen. Die Körnchen sind nicht zu verwechseln mit den später zu erwähnenden Gebilden, die von Blepharoplasten herrühren.

Das Plasma ist umgeben von einem starken Periplast, der an etwas zerquetschten Tieren ohne Schwierigkeiten darzustellen ist.

Bei guter Färbung gelingt es Myoneme nachzuweisen. Besonders interessant in dieser Hinsicht ist Fig. 10, worin ein Tier stark vergrößert abgebildet ist. Man bemerkt, wie von einem im freien Zellende befindenden Körnchen 3 Fibrillen ausgehen, die am Kern entlang- und vorüberziehen, um sich mit der vom Blepharoplast entspringenden Geißel zu vereinigen und frei zu endigen. Das ganze erinnert stark an die Fasern einer Centralspindel. Der Hauptkern

liegt ungefähr in der Mitte des Tieres. Er ist oval geformt, mit seiner Längsachse parallel zur Längsachse des Tieres.

Das Chromatin ist auf ein achromatisches Gerüst in feinkörnigem Zustand verteilt; im Inneren befindet sich ein sich dunkler färbendes Caryosom. Bei vielen Individuen zeigt der Kern aber einen anderen Ban. Man sieht in der Mitte ein sich dunkel färbendes Caryosom, um welches acht Chromosomen gelagert sind.

Der Blepharoplast ist stäbchenförmig, liegt vor dem Kern, im vorderen Teile des Tieres, mit seiner Längsachse quer zur derjenigen des Tieres gestellt. Er färbt sich dnnkel und gleichmäßig.

Vom Blepharoplast entspringt eine starke Geißel, die ein Stück im Plasma läuft, um nachher, mit einer Art von undulierenden Membran versehen (Fig. 3), frei zu enden. Bei günstig gefärbten Exemplaren sieht man vom Blepharoplasten einen roten Faden nach einem im Hinterende des Parasiten befindlichen Chromatinkorn abgehen (Fig. 7).

Die Fig. 5a und 5b zeigen einen eigentümlichen Vorgang am Hanptkern und Blepharoplasten. In Fig. 5b befindet sich noch der degenerierende Hauptkern, und ist die Geißel im Begriff, abgestoßen zu werden. Der Blepharoplast hat sich in zahlreiche Chromatinkörnchen aufgelöst. Diese Körnchen nehmen bei Hämatoxylinfärbung die Kernfarbe an im Gegensatz zn den oben erwähnten Granulationen, die sich hierbei rot färbten. Noch weiter fortgeschritten ist der Prozeß in Fig. 5a. Hier ist von Hauptkern nnd Geißel nichts mehr vorhanden, der Blepharoplast hat sich ganz aufgelöst. Dr. v. Prowazek bezeichnet dieses Vorkommnis als „Chromidialzustand des Blepharoplasts“; und der Vorgang steht seiner Ansicht nach in gewißer Beziehnng zu komplizierten biologischen Prozessen am Parasiten. Die Teilung des Hauptkernes findet nach Art einer primitiven „Mitose“ statt, wobei, wie bei den Trypanosomen, das Caryosom sich hantelförmig teilt und den Kern zerstemmt (Fig. 4).

Der Blepharoplast teilt sich hantelförmig (Fig. 6c); seine Teilung geht, wie aus Fig. 6 zu ersehen ist, das eine Mal der Teilung des Hauptkernes voraus, das andere Mal folgt seine Teilung derjenigen des Hauptkernes nach. Nach der Kernteilung scheidet sich das Plasma der Länge nach in zwei Teile (Fig. 6d). Mitunter findet die Teilung so rasch statt, daß, wie bei sonstigeu Trypanosomen, dreiund mehrfache Teilungsstadien gebildet werden (Fig. 6f).

Außer diesen beweglichen Formen findet man vor allem in hungernden Tieren sog. Ruhestadien, die sich durch eine andersartige Gestalt, dunkles Plasma und Verlust der Geißel kennzeichnen.

Digitized by Google

Znerst nimmt das Tier Gregarinenform an (Fig. 14, 15), später werden ans diesen Formen Keulenformen. Die Geißel geht verloren, indem sie abgestoßen oder ins Innere eingezogen, wahrscheinlich resorbiert wird (Fig. 11—15, 18).

Das Plasma färbt sich dunkelblan, der Kern läßt meistens keinerlei Strnktur erkennen. Später verändern die keulenförmigen Individuen ihre Gestalt noch mehr, indem sie nnter Abnahme des Volumen in die sog. Kala-Azarformen übergehen. In all diesen Stadien sind zwei Kerne zu beobachten, wovon einer sich dunkler färbt als der andere (Fig. 16—19).

Daß diese Formen keine Degenerationstypen darstellen, geht daraus hervor, daß man im Darm von hungernden Läusen, die wieder frisches Blut aufnehmen, Kernteilung, Blepharoplastentstehung aus dem Hanptkern (Fig. 8) und Geißelbildnng wahrnimmt (Fig. 20).

Die Stadien, welche in Teilnng begriffen sind, zeigen eine größere Dicke als diejenigen Formen, die man gewöhnlich antrifft und die man znr Unterscheidung von denjenigen, die ich gleich beschreiben will, als indifferente bezeichnen kann.

Von den soeben erwähnten Formen zeichnet sich die eine durch das Fehlen des Hanptkernes, den Besitz eines sich hellblau oder rötlichblan färbenden Plasmas und das Vorhandensein von einem Blepharoplast mit stark entwickelter Geißel aus. In Fig. 21 ist eine derartige Form abgebildet; in Fig. 23 sieht man den zerfallenden Hauptkern, der in Fig. 24 schon ganz fehlt.

Die zweite Form hat ein sich dunkel färbendes, granuliertes Plasma, mit central gelegenem Kern; Blepharoplast und Geißel werden vollkommen vermißt. In Fig. 22 sieht man eine solche Form.

Die erste Form möchte ich mit Vorbehalt als männliche, die zweite als weibliche Form ansprechen.

Im gefärbten Präparat konnte ich trotz eifrigem Suchen von diesen beiden Formen die Copnlationsstadien nicht finden.

Es gelang mir aber zweimal im frischen Präparat folgendes zu beobachten.

Znerst sah ich ein stark grannliertes, bewegungsloses, spindelförmiges Gebilde mit dentlich wahrnehmbarem Kern, in fester Verbindung mit einem sich stark bewegenden Organismus, der helles Plasma besaß und anch bei genauester Beobachtung keinen Kern erkennen ließ. Nnr knrz konnte ich diese beiden Protozoen beobachten, da sie nnter einer Detritusmasse verschwanden nnd nicht wieder znm Vorschein kamen (Fig. 25 a).

In einem anderen Präparat fand ich zwei Individuen, die bis

zur Mitte miteinander verschmolzen waren. Das eine Tier war ganz bewegungslos und wurde nur passiv von dem anderen, das einen schmalen Körper hatte und träge Bewegungen ausführte, bewegt. Beide Individuen waren granuliert, das dickere aber stärker als das dünnere. Von Kernen war in keinem der Tiere etwas zu entdecken. Später trat eine noch weitere Verschmelzung ein, bis schließlich das Bild stationär blieb.

Nun findet man im Ovarium wie auch in der Leibeshöhle bisweilen Formen, die nur als Ookineten gedeutet werden können. Die Fig. 26a und b stellen zwei dieser Formen dar. Sie sind erheblich größer als wie die indifferenten sowie als Geschlechtsformen gedeuteten. So betragen die Maße von Fig. 26a in der Länge 30 μ, in der Breite 3 μ. Das Plasma ist dunkelblau gefärbt, der Kern ist sehr groß, hat ein Caryosom nnd acht Chromosomen; neben dem Kern liegt ein kleiner Blepharoplast. Der ganze Parasit ist nmgeben von nach Giemsa sich rot färbenden Körnchen, die viel Übereinstimmnng haben mit denjenigen Körnchen, die sich nm die Dauerformen von *Herpetomonas* lagern. Diese Substanz ist ein Ausschwitzungsprodnkt des Periplasts, später fließen diese Körnchen zusammen und dann bilden sie einen kontinuierlichen Rand nm den Parasiten. Auf mir unbekannte Art kommen aus diesen Ookineten Formen hervor, die man in Fig. 28, 28a und 27 abgebildet findet. Diese Formen trifft man meistens im Ovarium an. Vielleicht entstehen sie derartig aus den Ookineten, daß sie sich bis auf das Volumen dieser „Dauerstadien" zusammenziehen. Sie sind umgeben von einer sich nach Giemsa rot färbenden Masse, besitzen ein sich rötlich färbendes Plasma und zwei Kerne. Diese Kerne zeigen einen deutlichen Größennnterschied.

In Fig. 28a findet man kleinste Formen, die ich in jungen Larven fand. Fig. 28b zeigt eine Agglomeration dieser Dauerformen.

Dem weiteren Schicksal der in den Larven gefnndenen Formen konnte nicht nachgegangen werden, da die Tiere sich im Winter nicht weiter entwickeln. Allerdings ist die germinative Übertragung wohl die einzig mögliche, da die nackten, im Innern vorkommenden Ruheformen, wenn sie mit dem Kot entleert werden — was ich wegen änßerer Umstände nicht nachweisen konnte —, bald zugrunde gehen würden.

Endlich wäre hier noch zu erwähnen, daß die Parasiten niemals im Schafblnt gefunden worden sind.

Sie sind einznreihen in die von Léger geschaffene Gattnng *Crithidia*.

Vom *Herpetomonas* weichen sie ab, indem die Geißel dem Hauptkern bis auf eine kurze Strecke genähert und in der Einzahl vorhanden ist. Auch ist dieselbe, wie gesagt, mit einer Art undulierender Membran versehen.

Vom Trypanosomen unterscheiden sie sich durch das Vorkommen des Blepharoplasts im vorderen Ende und das Fehlen der typischen undulierenden Membran.

Ich möchte vorschlagen, die Parasiten mit dem Namen *Crithidia melophagia* zu taufen.

Literaturverzeichnis.

Laveran et Mesnil (1904): Trypanosomes et Trypanosomiases.

Léger, Louis (1902): Sur un flagellé parasite de l'Anopheles maculipennis. C. R. de la Soc. de Biol. de Paris T. 54 No. 11 p. 354—356 avec 10 figs.

— (1902): Sur la structure et le mode de multiplication des Flagellés du genre Herpetomonas Kent. C. R. de l'Acad. de Sci. Paris T. 134 No. 14 p. 701—704 avec 7 figs.

— (1903): Sur quelques Cercomonadines nouvelles ou peu connues parasites de l'intestin des Insectes. Arch. f. Protistenk. Bd. II Heft I p. 180—189 avec 4 figs.

— (1904): Sur un nouveau parasite des Tabanides. C. R. de la Soc. de Biol. Paris T. 57 No. 37 p. 613—615 avec 6 figs.

— (1904): Sur les affinités de l'Herpetomonas tubulata et la phylogénie des Trypanosomes. Ibid. p 615—617.

Lühe, Max (1906): Die im Blute schmarotzenden Protozoen und ihre nächsten Verwandten. In Mense's Handb. der Tropenkrankh. Bd. III p. 77—82.

Pfeiffer, E. (1905): Über trypanosomenähnliche Flagellaten im Darm von Melophagus ovinus. Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. 50 p. 324—329 mit 1 Taf.

Plimmer u. Bradford (1907): Centralbl. f. Bakteriol. u. Hyg. 26. Okt. 1907.

Prowazek (1903): Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. p. 195.

— (1904): Die Entwicklung von Herpetomonas, einem mit den Trypanosomen verwandten Flagellaten. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. XX p. 440—452.

— (1907): Die mikroskopische Technik der Protistenuntersuchung.

Schaudinn (1904): Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. (Vorläufige Mitteilung.) Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. XX H. 3 p. 387—439.

Erklärung der Tafel X im Text.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über den Entwicklungsgang und die Übertragung von *Haemoproteus columbae.*

Vorläufige Mitteilung

von

Dr. **Henrique de Beaurepaire Aragao.**

(Hierzu Tafel XI—XIII.)

Seit etwa einem Jahre beschäftigen wir uns schon mit dieser Aufgabe, über die wir bereits früher zwei kurze Arbeiten veröffentlicht haben (1). Vorliegende Arbeit soll nun die bis jetzt erlangten Ergebnisse ausführlicher darstellen.

Seit den Arbeiten von Labbé und MacCallum über die Parasiten der Gattung *Haemoproteus* haben unsere Kenntnisse über jene Protozoen keine Fortschritte gemacht, denn alle Versuche, einen Einblick in ihren Entwicklungsgang und in die Art ihrer Übertragung zu gewinnen, sei es direkt oder durch einen Zwischenwirt, haben keine befriedigenden Resultate geliefert.

Erst die Arbeit von Schaudinn über den Generations- und Wirtswechsel (2) der Trypanosomen, die im Jahre 1904 erschien, lenkte wieder mit ihrer klaren und bis ins Einzelne gehenden Ausführlichkeit die Aufmerksamkeit auf jenes nun scheinbar gelöste Problem.

Bald darauf erschienen Arbeiten, die die Untersuchungen Schaudinn's bestätigten, von denen am meisten die der Brüder Sergent (3) Beachtung verdient, die dieselben Verhältnisse fanden. Billet (4) fand Wechselbeziehungen zwischen Trypanosomen und Hämogregarinen.

Zugleich mit diesen Veröffentlichnngen erschienen aber anch sofort Arbeiten, die den Erfahrungen Schaudinn's widersprachen, hauptsächlich von seiten einiger amerikanischer Forscher, wie F. Novy und W. MacNeal (5), die bemüht gewesen sind, zu beweisen, daß der Generationswechsel keine wirkliche Existenz besitzt, sondern vielmehr das Prodnkt einer Vermischnng der Entwicklungscyclen beider Parasiten von *Athene noctuae* mit dem der Vogeltrypanosomen nnd des als Zwischenwirt angegebenen Moskitos sind.

Neuerdings sind diese Antoren znsammen mit Torrey der Frage näher getreten und suchen dnrch Laboratoriumsversnche, wie in den früheren Arbeiten, ihre Meinung weiter zu begründen. Unsere persönlichen Erfahrungen über Generationswechsel stimmen von Anfang an, was den *Haemoproteus* der Taube anbetrifft, mit dem, was für *Haemoproteus noctuae* angegeben worden ist, nicht überein. Nach Erscheinen der Schaudinn'schen Arbeit haben wir ohne den geringsten Erfolg seine Beobachtungen zu wiederholen versncht, indem wir uns mit *Haemoproteus* infizierter Tauben und des *Culex fatigans* bedienten. Weder in dem Vogel, noch in der Mücke haben wir die „Umwandlung" des Hämosporidiums in ein Trypanosoma beobachten können. Ohne jedoch irgendwelchen weiteren Schlnß zu ziehen, ließen wir die Arbeit zunächst liegen, um sie vor einem Jahre mit nnserem vorzüglichen Material infizierter Tauben wieder aufzunehmen nnd nns eingehender in sie zn vertiefen.

Vor allen Dingen suchten wir heranszufinden, wann und anf welche Weise die Infektion dieser Vögel stattfand. Die Untersuchnngen ergaben ansnahmslos, daß die Infektion bereits sehr früh zustande kam, denn die jnnge Brut, die direkt ans dem Neste ins Laboratorinm wanderte nnd dort vor dem Stich irgendeines Insektes peinlichst geschützt wurde, zeigte bereits nach einer Inkubationszeit von 20—30 Tagen Parasiten im Blute.

Im Beginne der Infektion werden die Erythrocyten des Vogels von zahlreichen kleinen Ringen angefallen, ähnlich den bei Hämosporidien beobachteten.

Nachdem wir so sicher festgestellt hatten, daß die Infektion bereits im Neste stattfindet, machten wir uns anf die Suche nach einem Zwischenwirte des Parasiten. Wir waren dabei von vornherein schon überzengt, daß Mücken hier nicht in Frage kommen konnten, da diese Insekten niemals in den Taubenschlägen angetroffen worden waren. Das einzige sangende Insekt, das sich dort beständig aufhält, zuweilen sogar in großer Zahl, ist vielmehr *Lynchia brunea* oder *lividicolor* [Oliv.], eine bei den ausgewachsenen

Tauben nnd hauptsächlich bei deren jungen Brut, in der Zeit, in der sie anfangen ein Federkleid anzulegen, gewöhnlich vorkommende Hippoboscide, also eine gewöhnlich nicht frei herumfliegende, sondern am Wirt angeklammerte Diptere.

Von der Überzengnng nnn ausgehend, daß, nach Ausschluß irgendeines anderen Insektes, nur die *Lynchia* der Überträger des *Haemoproteus* sein könnte, begannen wir bei dieser nach dem Entwicklungsgange des Protozoen zu forschen. Es gelang uns aber nur, bis zur Phase des Ookineten zu gelangen, was aber andere Forscher lange vor uns schon erreicht hatten.

Alle weiteren Versuche, fortgeschrittenere Phasen des Parasiten in der Fliege zu finden, blieben vollständig fruchtlos.

Trotzdem brachten nns diese Mißerfolge nicht nur nicht von der Idee ab, daß lediglich der *Lynchia* die Rolle des Überträgers des Parasiten zufiele, sondern sie führten uns erst recht dazu, nachznforschen, ob dessen Entwicklung, im Insektenleibe nnterbrochen, sich nicht etwa im Vogelorganismus, in den der *Haemoproteus* durch den Stich gelangte, fortsetzen würde. Dafür schien ja die lange Inkubationsdaner zu sprechen, die große Zahl der Parasiten und deren Morphologie, die einen Ursprung aus Teilungsformen ähnlich den anderen Hämosporidien wahrscheinlich machten.

Die ersten Forschungen gaben nns nicht gleich die erwünschten Ergebnisse, später jedoch gelang es uns, bei fortgesetzten Beobachtungen in den Lnngen der Tauben, und zwar nnr in diesem Organ, die verschiedenen Entwicklungsphasen eines Protozoon zu finden, die wir von vornherein fast mit Sicherheit als zum *Haemoproteus* gehörend erkannten.

Zur selben Zeit, in welcher wir diese Beobachtungen machten, brachten die Brüder SERGENT (7) den praktischen Beweis für die Übertragung von *Haemoproteus* durch die Lynchien und bestätigten sowohl die Hypothese, die unter uns schon lange durch den Professor A. LUTZ bestand, als auch nnsere eigenen Vermutnngen über diese Frage.

Wir verschafften nns Tauben, die absolut nicht mit *Haemoproteus* infiziert waren, und konnten gleich einen Beitrag zu den Ergebnissen dieser beiden französischen Gelehrten liefern, indem wir uns einer anderen Species der *Lynchia* bedienten wie sie. Zugleich waren wir in der Lage, im Organismus der künstlich infizierten Vögel die bereits aus dem Studium der natürlichen Infektion nns bekannten verschiedenen Entwicklungsphasen des Parasiten zu erhalten.

Material und Technik der Forschungen.

Zu unseren Untersuchungen verfügen wir im Institut nicht nur über ein reichhaltiges Material von etwa 600 infizierten Tauben, sondern es ist uns in Rio und dessen nächster Umgebung, wo die Infektion bei diesen Tieren konstant ist, leicht, solche käuflich zu erwerben.

Völlig gesunde Tauben zu erhalten war anfangs sehr schwierig, da alle aus Rio und den nächstliegenden brasilianischen Staaten kommenden sich, wie oben bereits erwähnt, als infiziert erwiesen. Wir ließen sie daher aus Argentinien kommen, wo eine solche Infektion gar nicht zu existieren scheint, da wir sie in den mehr als 150 Tauben, die von dort kamen, nicht beobachtet haben.

Diese Vögel werden im Institut, vor jeder Infektion geschützt, in einem durch Metallgitterwerk abgeschlossenen Raum gehalten. Bis jetzt haben wir bei diesen keinen Fall von Laboratoriumsinfektion beobachten können, was die Wirksamkeit jenes Schutzmittels beweist. In gleicher Weise werden die Versuchstauben in Käfigen isoliert, die ebenfalls durch Drahtnetze geschützt sind. Die Lynchien fingen wir auf den Tauben und hauptsächlich auf deren junger Brut ab. Gerade letztere werden am meisten von der Fliege aufgesucht und man kann auf einer einzigen jungen Taube bis zu 20 Insekten finden. Die Fliegen pflegen wir auch aus Puppen zu ziehen, die in Taubenschlägen und Käfigen gefunden werden.

Die Lynchien stechen die Vögel außerordentlich häufig. Wir glauben uns das durch die geringe Kapazität ihres Intestinaltractus erklären zu können, die diesem nicht erlaubt Speisereste aufzuspeichern, denn sie sterben bereits, wenn sie über 48 Stunden von den Tauben fern gehalten werden.

Der Stich der Lynchien belästigt die Tauben sehr. Sie suchen sich von ihnen zu befreien, indem sie sie aufpicken. Um letzteres zu verhindern, pflegen wir ihnen den Kopf mit einer Tuchkappe zu bedecken, die nur während der Fütterung entfernt wird.

Ehe wir unsere Lynchien zu irgendwelcher Untersuchung verwenden, setzen wir sie für die Dauer von 2 Tagen auf eine stark infizierte Taube. Außerdem haben wir die eine oder die andere von einer Anzahl der zur Untersuchung gebrauchten auf ihren Infektionsgrad hin untersucht und bedienten uns der übrigen nur dann, wenn der Darmtractus des untersuchten Exemplars eine große Zahl von Ookineten aufwies.

Um mit den Lynchien zu infizieren, lassen wir sie die Tauben

stechen oder spritzen letzteren starke Fliegen-Emulsionen ein. Die Emulsionen stellen wir so dar, daß wir das Insekt in einem Mörser in physiologischer Kochsalzlösung zerreiben. Die Injektion ist völlig gefahrlos, selbst auf intravenösem Wege.

Was die Untersuchung des Parasiten im Vogelorganismus anbetrifft, so kann man sie im frischen Präparat, im gefärbten Ausstrich oder in Schnitten vornehmen. Zur Untersuchung frischer Präparate quetschen wir ein Stücken des Organs zwischen zwei Objektträgern und verdünnen den so gewonnenen Saft in etwas physiologischer Kochsalzlösung. Wir untersuchen nun den Saft in Ausstrichpräparaten oder nach den Regeln der allgemeinen Technik: Fixierungen in Alkohol mit darauffolgender Giemsa-Färbung, jedoch mit zwei oder dreimal stärkerem Reagens als für die Blutfärbungen.

Die Organe werden am besten in Sublimateisessig oder in 10 proz. Formalin fixiert. Schöne Färbungen erhält man mit Böhmer's Hämatoxylin, allein oder mit Eosin, Methylenblau-Eosin, Eisenhämatoxylin usw.

Entwicklungsgang des Hämoproteus in der Lynchia.

Sobald durch den Stich an dem infizierten Vogel die Gameten in den Magen des Insektes gelangen, nehmen sie eine kugelige Form an, verlassen die Blutkörperchen, in denen sie sich befanden, und die Befruchtung erfolgt in der bekannten Weise.

Zwei bis drei Stunden darauf beginnt die Bildung des Ookineten, die die gleiche Zeit bis zu seiner Vollendung in Anspruch nimmt.

Der vollständig ausgebildete Ookinet ist länglich, **S**-förmig mit mehreren Vacuolen und einem fast über die ganze Oberfläche verstreuten Pigment versehen. Er zeigt langsame gregarinenartige Bewegungen, durch die er seinen Platz ändern kann. Auf diese Weise kommt es, daß sie sich am Anfang des Darmes der *Lynchia* ansammeln können, in dem sich fast immer frisch gesogenes Blut befindet. Im hinteren Teil des Intestinaltractus, in welchem die Blutkörperchen bereits mehr oder minder verändert sind, ist diese Form des Parasiten äußerst selten.

Einige Zeit nach seiner vollständigen Entwicklung beginnt der Ookinet an seinem vorderen Ende eine rötliche Färbung aufzunehmen, während das Pigment sich allmählich hinter dem Kern des Parasiten ansammelt, und zwar an der Grenze zwischen den beiden hinteren Dritteln, wo eine Einschnürung erscheint, die immer mehr zunimmt, bis es schließlich zu einer Trennung des Protozoon von einem mit Pigment beladenen Protoplasmaklumpen kommt.

Nach einiger Zeit bildet sich in derselben Weise eine nene Einschnürung des Parasitenkörpers, die zu einer Teilung und Bildung eines zweiten mit dem Rest des Pigments beladenen Protoplasmaklümpchens führt. Durch diese Teilungsvorgänge erscheint der Parasit jetzt halb so groß wie znerst. Seine Struktnr wird homogen und der Kern weniger sichtbar. Alle nnsere Bemühungen, bei *Lynchia* den Entwicklungsgang des Parasiten über diese Phase hinans zu verfolgen, sind völlig erfolglos geblieben. Wir glauben nicht, daß der Parasit unsichtbar, noch weniger, daß er filtrierbar wird. Ebensowenig ist es uns gelnngen, im Insektenleibe eine Metamorphose in Trypanosomen zu beobachten. Unsere Ansicht geht dahin, daß, sobald im Insekt die Bildung des Ookineten stattgefunden hat, die Entwicklung des Parasiten zum Stillstand kommt, um erst im Taubenorganismus vollendet zn werden. Bei dem Stich der Fliege wird eine kleine Menge früher gesaugten Blntes mitsamt einigen Ookineten, die, wie früher gesagt, am vorderen Ende des Mitteldarmes sich ansammeln, ansgestoßen und der Taube einverleibt.

Da die *Lynchia* häufig stechen mnß, so ist damit eine günstige Bedingung für das eben Gesagte gegeben, was auch das Auftreten einiger weniger infizierter Blutkörperchen noch während der Inkubationszeit bei den dem Versnch ansgesetzten Tieren beweist, die von zahlreichen infizierten Lynchien gestochen worden waren. Es ist klar, daß solche Formen nur dann im Vogelorganismus auftreten konnten, wenn die Lynchien soeben einige infizierte Blutkörperchen hineingebracht hatten. Es ist ausgeschlossen, daß in unserem Falle die Vögel, mit denen wir gearbeitet haben, etwa vorher schon infiziert gewesen wären, nicht nur, weil sie aus Argentinen kommen nnd in diesen bisher niemals Parasiten im Blnte gefunden wurden, sondern anch, weil, wenn dieser Fall wirklich einmal einträte, die experimentelle Infektion negativ hätte ansfallen müssen. Denn es ist uns bisher nnr bei vollständig gesunden Tieren gelungen, eine Infektion zustande zn bringen. Somit scheinen die bereits infizierten Tauben gegen die Krankheit mehr oder minder immun zu sein. Was die Übertragung von *Haemoproteus* durch die *Lynchia* anbetrifft, die dnrch die Brüder Sergent klar erwiesen ist, so erhält sie von Tag zu Tag neue Bestätigungen.

Wir haben eine *Lynchia*-Art benntzt, die sich von derjenigen der französischen Gelehrten unterscheidet und haben mit ihnen in allen unseren 23 Versuchen stets positive Resnltate erzielt. Die von uns beobachtete Inknbationszeit hat die Dauer von 28 Tagen nie überschritten.

Eine Vererbung der Infektion gibt es nicht, da wir Lynchien, die im Laboratorinm ans ihren Puppen gezogen waren, anf die Tauben setzten, manchmal 80 auf eine einzige, ohne daß die Vögel selbst nach langer Zeit infiziert worden wären. Dieser Versnch ist sieben Mal angestellt wordeu.

Die experimeutelle Infektion hat sich dank der großen Zahl von Lynchien, die wir auf die Vögel setzten, stärker erwiesen, wie die natürliche. Sie ist proportional der Zahl und dem Infektionsgrade der stechenden Insekten. Wenn eine gesunde Taube von 15 infizierten Lynchien gestochen wird, so ist die Infektion schon stark genng. Sie wird kolossal, wenn die Zahl der Insekten auf 50 gesteigert wird.

Wie wir in drei Versuchen festgestellt haben, in denen wir 15—25 Insekten benntzten, sind die infizierten Lynchien, wenn sie drei Tage lang an einer gesunden Taube gestochen haben, nicht mehr imstande, den Parasiten auf andere völlig gesnnde Tiere zn übertragen.

Die intravenöse Injektion der Lynchienemnlsion hat in 11 Versuchen immer eine Infektion hervorgerufen. Die Emnlsionen sind in verschiedenen Dosierung (5—15 Insekten) angefertigt worden. In zwei Fällen genügte die einfache intravenöse Injektion einer Emnlsion ans dem Abdomen von 10 Lynchien. Die höchste Inkubationszeit nach der intravenösen Injektion betrug 25 Tage. Diese Infektion kann ebenso stark sein, wie die durch Insektenstich verursachte. Die Einspritzung durch Berkefeldkerzen filtrierter Emulsionen scheint eine Infektion nicht bewirken zu können. Bei einem in diesem Sinne ansgeführten Versuche zeigte es sich, daß fünf mit dem Filtrat intravenös injizierte Tanben nicht infiziert wurden, während zwei mit einem nicht filtrierten Teil der Emulsion ebenso behandelte Kontrolltiere außerordentlich viel Parasiten in ihrem Blnte aufwiesen. Zn beachten ist dabei, daß sämtliche zu diesem Versuche benutzten Tauben sich während der ganzen Zeit in einem und demselben Käfige befanden, so daß irgendeine andere Ursache der Infektion wenig wahrscheinlich ist.

Eine Infektion auf snbkutanem Wege mit Emulsionen infizierter Lynchien ist nns bis jetzt nicht gelungen.

Entwicklung von *Haemoproteus* im Taubenorganismus.

Wie bereits früher erwähnt ist das infizierende Element, das die *Lynchia* beim Stich in den Vogelorganismns mit hineinbefördert,

unserer Meinung nach ein Ookinet, der nun seine im Insekt begonnene Entwicklung vollendet.

Bisher ist es uns zwar noch nicht gelungen, den Parasiten unmittelbar nach dem Insektenstich zu finden. In den seltensten Fällen ist uns in der Stichwunde oder in der Lunge der Vögel ein oder der andere Leucocyt begegnet, in dessen Leibe massenhaft Chromatin mit einem Protoplasmasaum sichtbar war, was wahrscheinlich auf eine Einverleibung des eingeimpften Parasiten zurückzuführen ist. Diese Beobachtungen gehören jedoch zu den Ausnahmefällen, da man im allgemeinen erst 13—14 Tage nach dem Insektenstich den bis dahin gänzlich unsichtbaren Parasiten zu sehen bekommt. Er ist dann bequem aufzufinden und seine Entwicklung in der Lunge leicht zu verfolgen. Hier findet man das Protozoon im Protoplasma eines mononucleären Leucocyten, der sich an die Wand eines Blutgefäßes heftet, so daß wir zuerst zu dem Gedanken verleitet wurden, daß die Entwicklung des Parasiten in einer Endothelzelle vor sich ginge. Bei der Beobachtung der Anfangsphasen der Entwicklung des Parasiten in der Taubenlunge kamen wir jedoch von diesem Gedanken ab, da hier die mit Parasiten gefüllten Zellen das typische Aussehen eines Leucocyten haben, welches sie dann mit der fortschreitenden Entwicklung des Parasiten verlieren.

Trotz wiederholter Untersuchungen haben wir bis jetzt vor dem Ablauf von 13—14 Tagen in der Vogellunge leider keine infizierten weißen Blutkörperchen antreffen können. Das hängt vielleicht damit zusammen, daß sie erst dann in dem Organ bleiben, wenn der Parasit ein gewisses Entwicklungsstadium erreicht hat, während sie vorher frei im Vogelorganismus zirkulieren, wo sie begreiflicherweise nicht leicht aufzufinden sind. Das steht jedenfalls fest, daß das durch das Insekt in den Taubenorganismus hineingebrachte Protozoon von einem Leucocyten aufgenommen wird, der es nicht zerstört und der nach einiger Zeit, während welcher sich der Parasit in seinem Leibe entwickelt hatte, sich in der Lunge des Vogels niederläßt. Den Entwicklungscyclus von *Haemoproteus* im Leucocyten haben wir bis jetzt nur in der Lunge beobachten können, was durch die Vorliebe der infizierten Leucocyten für dieses Organ seine Erklärung findet. Diese Vorliebe hat nichts Außergewöhnliches an sich und findet sich regelmäßig bei Leucocyten, die irgendeinen Körper aufgefressen haben, den sie nicht zu zerstören vermögen.

Die ersten Formen des Parasiten, denen man in der Vogellunge begegnet, stellen einen kleinen Protoplasmaleib von 3—4 μ Durch-

messer dar mit einem Chromatinklumpen, der zuweilen schon in Teilung begriffen ist. Der Leucocyt, in dem sich diese Form des Parasiten zeigt, erscheint leicht vergrößert (Tafel XII Fig. 1).

Bei der weiteren Entwicklung teilt sich nun diese Form in eine Zahl von im Inneren eines Leucocyten angehäuften Körperchen: 12, 15 und mehr. Das Protoplasma des Leucocyten und sein Kern erscheinen noch mehr vergrößert. Jedes dieser Körperchen besteht aus einem Protoplasmaleibe mit einem Chromatinkörnchen in der Mitte und einer noch wenig deutlichen Membran. Diese Entwicklungsphase findet sich am 15. bis 17. Tage nach dem Insektenstich (Taf. XII Fig. 2 u. 3).

Auf einem weiteren Stadium zeigt jedes dieser im Leucocytenprotoplasma enthaltenen Körperchen ein rapides Wachstum. Sein Protoplasma gewinnt an Volumen und nimmt eine längliche Gestalt von 8—12 μ an. In seinem Innern erscheint das bereits geteilte Chromatin in Form von 6—8 kleinen Klümpchen. Da jedes dieser Protoplasmaklümpchen von einer zarten Membran umhüllt wird, so sehen sie aus, als ob sie im infizierten Leucocyten mehrere neue Cysten bilden würden.

In dieser Entwicklungsphase, die am 18. oder 19. Tage stattfindet, zeigen die durch die eben erwähnten Vorgänge stark hypertrophischen Leucocyten die Form eines Sackes von einer Größe bis 60 μ. Ihr Kern erscheint in die Länge gezogen und von den Parasiten an die Wand gedrängt. Die Cysten im Innern des Leucocyten nehmen jetzt weiter an Größe zu bis die Wände dieses Sackes reißen und sie in Freiheit setzen. Dank der Adhärenz ihrer Hüllen sowohl untereinander, als auch zur Gefäßwand, der sich der Leucocyt angelegt hatte, bleiben sie zu einem Haufen vereinigt. In solchen Haufen sieht man dann häufig stark veränderte Trümmer des Leucocytenkernes und Fragmente der Zellmembran.

Das Reißen des Sackes, in welchem sich die Cysten befanden, schadet ihrer Entwicklung durchaus nicht. Diese geht im Gegenteil ihren Gang ruhig weiter. Die Zahl der Cysten in diesen Haufen, die nicht selten einen Umfang von 70—80 μ Durchmesser erreichen, ist oft sehr groß.

Im weiteren Fortschreiten dieser Phase werden an den Cysten gewisse Verschiedenheiten wahrgenommen. Es tritt nämlich in einem Teile derselben eine Kondensation des Protoplasmas ein, und die Chromatinkörnchen erscheinen sehr klein, während in dem anderen Teil sich genau der entgegengesetzte Vorgang abspielt.

Bei den nach GIEMSA gefärbten Präparaten werden diese Unter-

Digitized by Google

schiede deutlicher, da bei den Cysten der ersteren Art das Protoplasma intensiver gefärbt erscheint wie bei der zweiten. Diese Veränderungen bei Cysten gleichen Alters und Ursprungs bringen uns auf den Gedanken, daß es sich hier um den Ausdruck einer späteren Geschlechtsdifferenzierung der Parasiten handelt, deren Ursprung sie bilden und daß der erste Typus vielleicht die weiblichen, der andere die männlichen Formen liefert.

Bis zum 20.—24. Tage nach der Infektion hat die Cyste eine außerordentliche Volumzunahme erfahren. Sie erreicht äußerst schnell einen Durchmesser von 50 μ. Das Protoplasma verdichtet sich allmählich, zeigt eine feinere Struktur und einige Vacuolen. Das Chromatin, zuerst durch die häufigen Teilungen etwas spärlich, stellt jetzt äußerst zahlreiche kleine Fragmente dar. Die Membran ist sehr zart.

Mit dieser Phase erreicht das Wachstum der Cyste ein Ende. Vom 24. bis zum 25. Tage nach der Infektion teilt sich ihr Protoplasma in zahlreiche polygonale Körperchen, ein Umstand, der ihr das Aussehen eines jungen Malariasporoblasten verleiht (Taf. XII Fig. 19).

In diesen polygonalen Körperchen sind die Chromatinkörnchen noch zahlreicher, wie bei irgendeiner der vorhergehenden Phasen und zeigen die Neigung, sich fast ausschließlich an der Peripherie aufzuhalten. Schließlich 25 oder 26 Tage nach dem Insektenstich zeigt sich in diesen polygonalen Massen der letzte Teilungsprozeß. Jedes einzelne Chromatinkörnchen isoliert sich mit einem kleinen Teilchen Protoplasma. Im Innern der Cyste erscheinen Hunderte von Merozoiten. Damit ist die letzte Entwicklungsphase beendet.

Die Merozoiten zeigen im gefärbten Präparat eine dreieckige Form. Sie bestehen aus einem in einem Protoplasmaklümpchen exzentrisch gelegenen Chromatinkörnchen und sind etwa 1 μ groß. Mit Giemsa färbt sich das Protoplasma hellblau und das Chromatin intensiv rubinrot. Die Membran der reifen Cyste ist sehr zart, leicht gestreift und färbt sich hellrosa.

Die farbigen Zeichnungen auf Taf. XII Fig. 9—20 zeigen die Cysten des Parasiten in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien.

Sobald die Merozoiten im Innern der Cyste zur vollen Ausbildung gelangt sind, platzt letztere. Die so in Freiheit gesetzten Merozoiten gelangen in den Blutkreislauf des Vogels und greifen die roten Blutkörperchen sofort an, was gewöhnlich am 26. Tage nach dem Insektenstiche geschieht (Taf. XIII Fig. 21—23).

Normalerweise bedarf der Parasit bis zu seiner vollen Ent-

wicklung im Innern seines Leucocyten eines Zeitraumes von mindestens 26 Tagen, es kommt jedoch vor, daß nicht alle sich in derselben Zeit entwickeln, daher man im Schnittpräparat ein und derselben Lunge die verschiedensten Entwicklungsstadien des Parasiten antrifft. Die Invasion der roten Blutkörperchen scheint gleich in der Lunge stattzufinden, denn selbst bei sehr infizierten Vögeln sind im Blutpräparat freie Merozoiten selten zu finden.

Bei der Untersuchung frischer Präparate im hängenden Tropfen erscheinen sie länglich oder spindelförmig, mit lebhaftem Zittern und geringem Ortswechsel.

Während die verschiedenen Entwicklungsphasen des *Haemoproteus* im Leucocyten vor sich gehen, nimmt das Lumen des Gefäßes, in dem der Leucocyt sich befindet, allmählich in demselben Maße ab, in dem die Zunahme der weißen Blutzelle vor sich geht. Handelt es sich um eine Capillare, so wird sie von vornherein gleich von dem Leucocyten verschlossen, dessen Cysten sich dem Gefäße entsprechend in die Länge ziehen und einen Abguß desselben darstellen. Bei einem größeren Gefäße dagegen muß es schon zu einer größeren Ansammlung infizierter Leucocyten kommen oder sich um bereits sehr fortgeschrittene Phasen der Infektion handeln, ehe es dazu kommt. Auf diese Weise entstehen in der ganzen Vogellunge kleine Thrombosen, die in vielen Fällen schwerer Infektion eine Erschwerung, ja selbst eine Unterbrechung des Blutstromes in gewissen Zonen des Organes veranlassen können, so daß hier sogar zuweilen bereits eine Schädigung des Gewebes zu sehen ist.

Über die Verteilung der Cysten in der Vogellunge gibt der Schnitt durch eine Taubenlunge auf Taf. XII Fig. 15 ein anschauliches Bild. Es handelt sich hier um eine künstlich infizierte Taube.

Mit dem Platzen der Merozoitencysten und deren Eintritt in den Blutstrom wird die Blutzirkulation in dem größten Teile des Organes wiederhergestellt. Dabei kommt es häufig vor, daß einige Cysten, hauptsächlich solche, deren Entwicklungsphase noch nicht sehr fortgeschritten ist, sich von den erwähnten Haufen losreißen und von dem Blutstrome mitgerissen werden, wo sie schon im Beginne der Blutinfektion erscheinen und auch einige Zeit sichtbar bleiben.

Das Vorkommen von Cysten im peripheren Kreislauf ist sogar die Haupterscheinung des Beginnes der Infektion, denn zuweilen ist es viel leichter in den Präparaten freie Cysten zu finden, als in den Blutkörperchen Parasiten.

Die Cysten aus dem peripheren Kreislauf unterscheiden sich in

ihrem Aussehen etwas von denen aus der Lunge. Sie sind von polygonaler Form, das Chromatin erscheint als längliche Stäbchen, die die Neigung haben, sich parallel zueinander zu stellen. Über das Schicksal dieser Cysten haben wir uns noch keine endgültige Meinung bilden können, soviel steht aber fest, daß einige Tage nach Beginn der Infektion ihre Zahl schnell abnimmt, bis sie nach einiger Zeit gänzlich aus dem Kreislauf verschwinden.

Die Zahl der Parasiten in den Blutkörperchen ist anfangs nur spärlich, nimmt aber dann rasch zu, um für lange Zeit stationär zu bleiben.

Im Anfangsstadium der Infektion sieht man nicht selten 8—12 Parasiten in einem Blutkörperchen. Man kann sich dieses nur so erklären, daß die letzteren in dem Momente in die Nähe einer reifen Cyste kamen, in dem diese ihre Merozoiten in Freiheit setzte (Taf. XIII Fig. 24).

Ein dermaßen mit Parasiten erfüllter Erythrocyt geht jedoch bald zngrunde, da in ihm mehr als zwei Parasiten nicht zur vollen Entwicklung gelangen können.

Die Entwicklung des Protozoon im roten Blutkörperchen zielt immer auf die Bildung einer geschlechtlichen Form hin, wenigstens kennt man bei *Haemoproteus* keine Schizogonie im roten Blntkörperchen.

Auffallend ist es, daß, wenn man die Cysten, wenigstens in ihren Anfangsphasen, je nach dem Verhalten ihres Protoplasmas zum Chromatin in männliche und weibliche nnterscheiden sollte (s. o.), es doch schwierig ist, im Beginne der Infektion bei den jugendlichen intraglobulären Formen die geschlechtliche Differenzierung zu erkennen. Sobald diese aber eine gewisse Entwicklungsstufe erreicht haben, wird die Unterscheidung leicht.

Die in dieser Arbeit beschriebenen verschiedenen Entwicklungsphasen von *Haemoproteus columbae* haben wir sowohl an natürlich als auch an künstlich infizierten Tauben beobachtet. Bei letzteren sogar nnter günstigeren Bedingungeu, da diese Art der Infektion absichtlich viel heftiger und intensiver zustande gebracht werden kann.

Wenn auch vorläufig noch nicht alle Entwicklungsperioden des Protozoon bis ins einzelne bekannt sind, so können wir doch schon mit Bestimmtheit sagen, daß ein Teil des Entwicklungscyclus sich in der *Lynchia* abspielt, wo er bis zur Bildung des Ookineten reicht und anscheinend hier im Insekt zum Stillstand kommt. Der andere Teil geht im Vogelorganismus vor sich und kann zweckmäßig in zwei Phasen eingeteilt werden. In die leucocytäre, die größtenteils in der Lunge, und in die erythrocytäre, die in den roten Blut-

körperchen der Tauben sich abspielt. Beiliegendes Schema (Taf. XI) zeigt die von uns beobachteten verschiedenen Entwicklungsphasen in der *Lynchia* und dem Vogelorganismus.

Es erübrigt sich, auf den großen Unterschied hinzuweisen, zwischen dem von uns gefundenen Entwicklungcyclus von *Haemoproteus columbae* und dem von SCHAUDINN beschriebenen von *Haemoproteus noctuae*. Dieser Unterschied läßt uns eine scharfe Trennung zwischen den beiden Blutparasiten gerechtfertigt erscheinen. Daß Trypanosomen und *Haemoproteus* in demselben Vogel gefunden werden, ist eine gewöhnliche Erscheinung, ohne daß jedoch zwischen jenen und dem *Haemoproteus* irgendwelche Beziehungen bestehen.

Wir selbst haben im Laufe unserer letzten Versuche viermal Gelegenheit gehabt, einem 40 μ langen *Trypanosoma* zu begegnen, das identisch zu sein scheint mit dem von HANNA bei den Tauben Indiens beobachteten, und das NOVY und MACNEAL ihrem Typus zuschreiben als „*Trypanosoma avium*".

Die Anwesenheit solcher Trypanosomen hat auf den Grad der Infektion gar keinen Einfluß, abgesehen davon, daß sie die für solche Protozoen typische Form aufweisen, und nicht die von SCHAUDINN angegebene herpetomonasartige. Zudem steht seine Größe in keinem Verhältnis zu der des Blutparasiten. In einer späteren Arbeit werden wir uns mit diesem *Trypanosoma* näher beschäftigen.

Wir hoffen in kürzester Zeit auf Grund der bisher gemachten Versuche die erhaltenen Resultate noch vervollständigen zu können.

Literaturverzeichnis.

1) HENRIQUE ARAGAO: Sobre o cyclo evolutivo do halterideo do pombo. Nota preliminar. Brazil Medico 15. IV. 07. Segunda Nota. Brazil Medico 15. VIII. 07.
(Über den Entwicklungscyclus des Halteridium der Taube. I. Bericht: Brazil Medico 15. IV. 07. II. Bericht: Brazil Medico 15. VIII. 07.

2) F. SCHAUDINN: Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochäte. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. XX H. 3 1904.

3) SERGENT, EDM. et ÉT.: Hémamibes des Oiseaux et Monstiques. „Générations alternantes" de Schaudinn. C. R. Soc. Biol. Paris T. 58 1905.

4) BILLET: Sur le Trypanosoma inopinatum de la grenouille verte d'Algérie et sa relation possible avec les Drepanidium. C. R. Soc. Biol. Paris T. 57 No. 27 1904.

5) F. NOVY and W. MACNEAL: On the trypanosomes of Birds. Journ. of Infec. Diseases Vol. 2 No. 2 1905.

6) F. Novy and MacNeal and H. Torrey: The Trypanosomes of Mosquitoes and other Insects. Journ. of Infect. Diseases Vol. 4 No. 2 1907.
7) Sergent, Edm. et Ét.: Sur le second hôte de l'Hemoproteus Halteridium du pigeon. C. R. Soc. Biol. T. LXI No. 34 1906.

Tafelerklärung.

Tafel XI.

Schema des Entwicklungscyclus von *Haemoproteus columbae.*

Fig. 1, 1a—4, 4a. Entwicklung von *Haemoproteus* in den Blutkörperchen der Taube.

Fig. 5, 5a, 6, 6a, 7. Entwicklung von *Haemoproteus* im Verdauungskanal von *Lynchia.*

Fig. 12—19. Entwicklung von *Haemoproteus* im Innern des Leucocyten in der Taubenlunge.

Tafel XII u. XIII.

Fig. 1. Leucocyt aus der Taubenlunge. In seinem Innern ein Parasit während der ersten Entwicklungsphase in diesem Organ. a) Kern des Leucocyten. b) Parasit. c) Protoplasma des Leucocyten.

Fig. 2—6. Verschiedene Entwicklungsphasen der Cysten im Innern des Leucocyten.

Fig. 7—8. Cystenhaufen von *Haemoproteus* nach dem Platzen des Leucocytenzellsackes. a) Stark veränderter Leucocytenkern. b u. c) Cysten, bei welchen die Färbungsunterschiede und Chromatinmenge Eigenschaften verschiedenen Geschlechtes anzuzeigen scheinen. d) Reste der Membran, die den Sack bildete, in dem sich die Cysten befanden.

Fig. 9—20. Die aufeinanderfolgenden Phasen der Entwicklung einer Cyste. a) Cystenmembran. b) Protoplasma. c) Kern. d) Vacuole.

Fig. 19. Cyste. Phase der polygonalen Segmentierung des Protoplasmas.

Fig. 20. Reife Cyste mit vielen Merozoiten.

Fig. 21—23. Geplatzte Cysten mit heraustretenden Merozoiten. a) Cystenmembran. b) Freie Merozoiten.

Fig. 24. Taubenblut am Beginne der künstlichen Infektion mit *Haemoproteus.*

(Zeichnungen nach 1500facher Vergrößerung. Fixierung mit Methylalkohol. Färbung nach Giemsa.)

Fig. 25. Schnitt aus der Lunge einer künstlich mit *Haemoproteus* infizierten Taube. a) Cysten im Capillarlumen. b) Cysten in einem kleinen Gefäße.

(Leitz' Zeichen-Kammera. Obj. Apochr. 2 mm. Färbung mit Methylenblau-Eosin.)

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Bücherbesprechung.

J. E. Salvin Moore u. **Anton Breinl.** — *The Cytology of the Trypanosome.* Part. 1. Annals of Tropical Medicine and Parasitology 1907 Vol. 1 No. 3.

Die vorliegende Arbeit von MOORE u. BREINL verdient besondere Beachtung auf dem Gebiete der Cytologie der Trypanosomen, weil die Verfasser Methoden angewandt haben, die von ihren Beobachtnngen große Exaktheit versprechen läßt, und ihre so gewonnenen persönlichen Anschaunngen unsere bisherige Kenntnisse (die mit GIEMSA-Färbung erlangt wurden) ganz zu zerstören scheinen.

So überaus anerkennenswert anch die weit größere Exaktheit nnd Genauigkeit der mikroskopischen Bilder, so wertvoll die Einführung einer feineren cytologischen Technik für die Trypanosomenforschnng auch ist, so scheinen doch die Schlüsse der englischen Autoren keineswegs gerechtfertigt, da sie dieselben meist nur aus negativen Befunden ableiten. Immerhin wird jede künftige Trypanosomenstudie diese wichtige Arbeit und vor allem die Methode der Verfasser berücksichtigen müssen.

In dem ersten Teil dieser Arbeit stellen M. und B. eine Nomenklatur der verschiedenen Bauteile der Trypanosomenzelle auf. Sie unterscheiden einen peripheren Teil des Plasmas als Ectosarc (= Periplast); dieses Ectosarc schließt ein Spongioplasma ein, dessen Maschen mit Cytolymphe gefüllt sind.

Der Nuclens (= Hanptkern) enthält ein stark färbbares Korn, das sie Intra nuclear centrosom nennen (= Caryosom, Innenkern). Das Extra nuclear centrosom ist dem Blepharoplaste gleich.

(Die Bezeichnung Ectosarc anstatt Periplast ist für Trypanosomen nicht angebracht, da chemisch, morphologisch und färberisch ein großer Unterschied zwischen Ectosarc und Periplast existiert, wie es letzthin wieder v. PROWAZEK im Centralbl. f. Bakt. (Orig.) Bd. XLVI H. 3 auseinandergesetzt hat.

Das Caryosom wurde von den Verfassern Intra nuclear centrosom genannt, wahrscheinlich auf Grund der von ihnen beschriebenen amitotischen Teilung, — diese trifft aber nicht zu. Wie unsere Nachuntersuchung

(im Druck) gezeigt bat, kommt es bei Trypanosomen zu einer regelrechten Mitose, bei welcher ans dem Caryosom (Intranuclearcentrosom M. nnd B.) sich der ganze Teilungsapparat herausbildet. Es ist zu ersehen, daß die Bezeichnnng Centrosom nicbt vollkommen entspricht.)

Der Hauptkern soll keine Membran besitzen, sondern es würde nur eine größere Verschiedenheit zwischen dem Netzwerk des Plasmas und Hauptkernes geben. — (Sei es Kernmembran oder nicht, wir können nnr bekräftigen, daß die änßere Grenze des Hauptkernes besonders bei Trypanosomen mit weniger stark färbbarem Plasma, immer scbarf membranartig sogar während der Kernteilnng vorbanden ist.)

(Der Name Extrannclearcentrosom für den Blepharoplasten ist wie beim Intrannclearcentrosom M. und B. (Caryosom) keine ganz zutreffende Bezeichnung. SCHAUDINN hat ja bei *Trypanosoma noctuae* nachgewiesen, daß der Blepharoplast aus dem Amphicaryon dnrcb eine heteropole Mitose entsteht).

(Ancb kann man bei der Längsteilung der Trypanosomen eine Mitose des Blepharoplasten nacbweisen. Der Name Centrosom ist daher nicht vollständig, wie auch HARTMANN und PROWAZEK in ihren vergleichenden Studien der Kerne bei Protozoen gezeigt baben; es bandelt sich bierbei nm einen morphologisch vollkommenen Kern.)

Die Untersucbungen der englischen Autoren erstrecken sicb auf *Trypanosoma gambiense*, *brucei* und *equinum*.

Sie sind der Ansicht, daß der Unterschied von männlicben, weiblichen und indifferenten Formen nur willkürlicb ausgesuchte Exemplare von einer Serie fortlaufender Größe sind.

Teilung der Trypanosomen. — Die ersten Teilungserscheinungen beginnen am Blepharoplast. Aus diesem entsteht nach S. M. u. Br. durcb Knospung oder Verlängerung der nene Blepharoplast, dieser kann sicb abplatten und bleibt mit dem ursprünglichen Blepharoplast durch matt gefärbte Fasern in Verbindnng. Später entsteht die Geißel aus diesem neuen Blepharoplast. (Die Abbildungen Nr. 1 n. 7, die nach S. M. u. B. die Knospnng nnd Abplattung des nenen Blepharoplastes zeigen, sind nicbt so zn deuten, sondern der als neu entstanden angesprochene Blepharoplast ist der eigentliche Blepharoplast der Trypanosomenzelle selber, während der Teil, welcher nach S. M. u. B. den ursprünglichen Blepharoplast vorstellt, als Basalkorn anzusehen ist. Das gleiche Bild ist in Nr. 6 (von S. M. u. B. nicht aufgezählt) zu sehen, wo zwei Blepbaroplasten vorhanden sind, sowie der Beginn der neuen Geißel; also hier handelt es sicb sicher nicht nm Teilnng, denn sie ist schon vonstatten gegangen. Ganz ähnliche Bilder haben wir bei Halteridientrypanosomen aus Kulturen bekommen.)

Bei der Kernteilung teilt sich das Caryosom (Intra nuclear centrosom S. M. u. B.) und die äußere Lage Chromatin des Hauptkernes soll sicb allmählich nm das geteilte Caryosom sammeln. Das Caryosom verhält sich wie bei *Euglena*, *Eimeria schubergi* und anderen Protozoen, nur daß hier keine Chromosomen gebildet werden. Zuletzt trennen sich die Caryosome ganz und der äußere Kernteil sammelt sich um die beiden Tochtercaryosome (I. n. c. S. M. u. B.).

Die Kernteilung soll also amitotisch sein, aber kompliziert durch das Vorhandensein von einem Centrosama intra nncleare (Caryosom).

(Mit Hilfe der gleichen Methoden hahen nnsere Untersuchungen eine regelrechte Mitose hei Trypanosomen erwiesen, die sich wie bei *Limax*-Amöhen (siehe Vahlkampf, Arch. f. Protistenk. V. 5, und Hartmann u. Prowazek, Arch. f. Protistenk. V. 9) vollkommen am Caryosom abspielt. Die Ahhildnngen, die S. M. u. B. zur Erläuterung ihrer Untersnchnngen hringen, heziehen sich nnr auf das letzte Stadium der Teilnng, wo es znr Durchtrennung der Centralspindel und Kernmemhran kommt).

In dem Plasma weisen die Antoren verschiedenartige Körnchen nach, einige, die sich stark mit Safranin und schlecht mit Eisenhämatoxylin färhen, die nach ihrer Meinung metabolischer Herknnft sind. Bei anderen, die sich wie Hauptkern und Blepharoplast stark färhen, an denen man aher keine Beziehung zum Kern nachweisen konnte, halten es die Verfasser für wahrscheinlich, daß etliche dieser letzten Körnchen zn den Chromidien gehören, wie sie hei Rhizopoden (Schaudinn) und Actinosphaerinm (Hertwig) heohachtet wurden, doch gehen sie keine Versicherung in diesem Sinne.

Interessant ist der Nachweis der Verf., daß speziell während des Maximums der Blutinvasion bei einigen Trypanosomen, die keine Teilung zeigen, ein handförmiger Strich, der sich intensiv färht, vom Blepharoplast aus znm Hanptkern und darüber hinaus hinwächst. — Danach fragmentiert sich dieses Band und wird weniger färhhar. Verf. denten dieses Bild als eine Verhindung vom Blepharoplast zum Hauptkern. Sie nehmen an, daß hier ein Sexualakt, eine Parthenogenese vorliegt. Kern nnd Blepharoplast wären den zwei Sexualelementen bei höheren Pflanzen nnd Tieren resp. den zwei Arten von Gametenkernen zn vergleiohen, mit dem Unterschiede, daß hierhei die verschiedenen Teile in eine Zelle eingeschlossen sind.

(Hierzu wäre zu bemerken, daß eines der wichtigsten Kriterien für eine Auffassung dieser Vorgänge als Sexualakt, nämlich eine Kernreduktion, von den Antoren nicht heohachtet wurde. Andererseits ist dnrch die Untersuchnng von Schaudinn nnd Prowazek erwiesen, daß hei der Befruchtung der Trypanosomen heide Kerne, Hanptkern nnd Blepharoplast, von jedem oopnlierenden Individnum heteiligt sind.)

Sobald die Zahl der Trypanosomen im peripheren Blnte ahnimmt, kommt es in der Lnnge, Milz und Knochenmark zur Bildnng der latenten Körper, — diese bilden sich aus den Trypanosomen dadnrch, daß das Plasma von dem Hauptkern sich zurückzieht, nnd der Kern, der zum Teil geschrumpft ist, in ein heranwachsendes Bläschen zn liegen kommt. Sohald eine nur feine Plasmazone das Bläschen nmgibt, geht die Geißel, Blepharoplast und der Rest der Zelle verloren.

Diese latenten Körper sind in den genannten Stellen so lange vorhanden, wie die latente Periode dauert.

Znr Cystenhildung soll es hei Atoxylhehandlung während des Abnehmens der Trypanosomen im Blute kommen. Diese Cysten sollen hreiter als die latenten Körperchen sein.

(Der Beweis, daß es sich hier tatsächlich um Cysten handelt, erscheint dem Ref. nicht erhracht. Die echten Cystenhildungen, wie sie Prowazek für *Herpetomonas*, Minchin für *Trypanosoma grayi*, Berliner im Inst.

f. Infekt. bei *Chrithidia* (uneditiert) gefunden haben, sehen doch wesentlich anders ans. Die sogenannten Cysten von S. M. u. B. scheinen vielmehr mit den Involutionsformen übereinznstimmen, die PROWAZEK bei *Trypanosoma lewisi* beschrieben hat.)

Den Zusammenhang der verschiedenen Formen stellen sich S. M. u. B. so vor, daß die Trypanosomen im Blnte sich durch Längsteilung vermehren, doch bald entstehen während des Maximums der Blutüberschwemmung die Formen, in denen eine Befruchtnng statthaben soll (Parthenogenese); nach dieser Conjngation bilden sich die latenten Körper.

Den von SCHAUDINN festgestellten Generations- und Wirtswechsel bei *Trypanosoma noctuae* und *Leucocytozoon ziemanii* wollen die Autoren nicht auf alle Trypanosomen angewandt wissen, die von ihnen untersnchten Trypanosomen sollen sogar des Wirtswechsels entbehren können. Sie stützen sich dabei auf die Möglichkeit, daß die Übertragung durch Fliegen mit der einer Spritze zn vergleichen ist, weil BRUCE beobachtet hat, daß in 48 Stunden die *Glossina palpalis* ihre Infektiosität verloren hat. Anch daß man keine Sexualstadien bei den Fliegen gefunden hat, denten sie in gleichem Sinne. Ans diesen Beobachtungen sowie aus der Tatsache, daß man unendlich oft im Laboratorinm die Trypanosomen weiterimpfen kann, schließen sie, daß die Übertragung durch Fliegen (bei der Schlafkrankheit) eine Ansnahme ist nnd daß es nicht unbedingt notwendig ist für den Lebenscyclus der Parasiten.

Bei Dourine nehmen die Verfasser an, daß das Sexualstadium (wenn es eines gäbe) im Körper des Pferdes zustande kommen mnß.

(Die Tatsachen, die hier die Antoren angeben, beweisen alle nicht das Gegenteil, sie lassen auch nicht den Schlnß darans ziehen, den S. M. n. B. nehmen. Daß eine direkte Übertragung dnrch stechende Insekten znstande kommen kann, ist nicht zu bezweifeln, aber der Umstand, daß die Sexualstadien bisher noch nicht gefunden sind (bei *Trypanosoma lewisi* sind sie übrigens von PROWAZEK nachgewiesen), beweist nicht das Gegenteil. Man braucht nur auf die Versnche SCHAUDINN's und die von den Gebrüder SERGENT bei *Trypanosoma noctuae*, sowie PROWAZEK's bei *Trypanosoma lewisi* hinzuweisen, indem bei *Trypanosôma noctuae* nnr 10 Proz. der vollgesogenen Mücken die Trypanosomen zeigen, sowie daß erst nach 7—8 Tagen, währenddessen sie dreimal gesogen haben, die Mücken infektionsfähig sind. Sodann schließt die einfache Überimpfung nicht den Wirtswechsel aus, man kann doch Malaria sowie Proteosoma usw. such unbeschränkt weiterimpfen, ohne einen Zwischenwirt einzuschalten, trotzdem es sicher erwiesen ist, daß es hier einen zweiten Wirt gibt.)

S. M. u. B. geben an, der Name „Reduktion" sei durch SCHAUDINN für Geschlechtsdifferenzierung verwandt worden; das muß ein Mißverständnis sein, denn in seiner vorläufigen Mitteilung über Generations- und Wirtswechsel hat SCHAUDINN nur von einer Reduktion des Macro- und Microgameten vor der Befruchtung geschrieben, also wie man es in der allgemeinen Biologie versteht, — aber SCHAUDINN hat diesen Ausdruck vermieden bei der Differenzierung der weiblichen resp. männlichen Formen aus den Ookineten, wobei eine Kernteilung zustande kommt und einer dieser Kerne zngrunde geht. Während bei der Parthenogenese der Trypanosoma beschreibt SCHAUDINN — wie es biologisch auch richtig ist —

eine Reduktion der Chromatinsubstanzen. Es handelt sich hierbei jedoch um einen Ersatz der Befruchtung.

Die von den Autoren angewandte Technik bestand in Ausstrich des Blutes auf Objektträger, die mit einer feinen Glyceriu-Eiweißschicht bedeckt waren, sofort in starker Flemming'scher Lösung fixieren 5—10 Minuten, Auswaschen und stufenweise bis Alcohol absol. gebracht, dann in Jod-Jodkalium in 80° Alkohol behandelt; weiter in 30° Alkohol. Die Färbung nach BREINL wird so hergestellt, daß man gleiche Teile gesättigter Lösung von Safranin in Alkohol und in Wasser mischte und Anilinöl zugab. Diese Lösung muß 3—6 Monate reifen. Die Präparate werden $^1/_2$—2 Stunden in dieser Mischung gelassen, sodann ausgewaschen und mit polychromem Methylenblau gefärbt (1 gr Methhl. puriss. med. — 100 cc. Aq. dest. — 3 gr Sodium carbonat), auswaschen und in Unna's Orangetannin differenzieren, solange blaue Farbe abgeht — in Alkoholstuffen durchgeführt, in Anilinöl bis die Farbe von rot in purpurblau wechselt, Xylol und Canadabalsam. S. MOORE hat das Eisenhämatoxylin Heidenhain's modifiziert, indem er einer 5proz. wässerigen Hämatoxylinlösung einige Tropfen einer gesättigten wässerigen Lösung von Lithiumkarbonat hinzufügte. Nur $^1/_2$ Stunde färben, differeuzieren wie bei Heidenhain. Wir haben im Institut für Infektionskrankheiten diese MOOR'sche Färbung uoch durch einige Verkürzungen und Abänderungen zu einer schnelleren und einfacheren Methode gestaltet, darüber werde ich au einer anderen Stelle berichten.

F. ROSENBUSCH.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Zoologischen Institut München.)

Über die Fortpflanzungserscheinungen bei *Arcella vulgaris* Ehrbg.

Von

Boris Swarczewsky.

(Hierzu Tafel XIV—XVI und 5 Textfiguren.)

Historisches.

Die sich unmittelbar auf die *Arcella*-Fortpflanzungsfrage beziehende Literatur ist verhältnismässig sehr unbedeutend.

Bütschli (1875), Buck (1877) und Cattaneo (1879) beobachteten einen Austritt amöboider Körper aus den *Arcella*-Schalen; nach Bütschli's Aussage tritt diese Erscheinung nach einer zeitweisen Vereinigung zweier oder dreier Individuen, der von ihm so genannten Conjugation ein. Seine Beobachtungen waren an lebenden Objekten gemacht und daher blieb es unbekannt, was für Veränderungen bei diesem Verschmelzungsprozeß die daran beteiligten Individuen erleiden.

Im Jahre 1899[1]) ist eine Arbeit von R. Hertwig „Über Encystierung und Kernvermehrung bei *Arcella vulgaris*“ erschienen. In ihr konstatiert der Verfasser bei den Rhizopoden (nämlich bei *Arcella*, *Difflugien* und *Echinopyxis*) die Anwesenheit frei im Plasma

[1]) Zum erstenmal hat R. Hertwig auf die Anwesenheit eines Chromidialnetzes bei *Arcella* in seinem Artikel „Über Kernteilung der Infusorien“ (Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München Bd. III 1887) hingewiesen und die Bildung der Sekundärkerne aus demselben betont.

liegender Chromatinmassen, die er als Chromatinnetz bezeichnet.[1]) Ferner beschreibt R. Hertwig bei *Arcella* die Bildung der Sekundärkerne aus diesen Chromatinmassen; diese Kerne sind nach der Annahme des Verfassers zum Ersatz der gewöhnlich bei diesem Tier vorhandenen zwei Primärkerne bestimmt, der Primärkerne, die allmählich im Laufe des Prozesses der Neubildung der Sekundärkerne degenerieren. Auf diese Weise wird *Arcella* aus einem zweikernigen zu einem vielkernigen Tier. „Aus den beschriebenen Befunden schließe ich, das die vielkernigen *Arcellen* aus den zweikernigen hervorgehen, in dem sich aus dem Chromatinnetz eine neue Generation von Sekundärkernen entwickelt, während die beiden Primärkerne sich zurückbilden.“ [2])

In derselben Arbeit macht R. Hertwig, auf die Beobachtungen Bütschli's und Cattaneo's über den Austritt der amöboiden Körper aus den *Arcella*-Schalen hinweisend, die Annahme, daß die Bildung der Sekundärkerne in Beziehung zu dieser Fortpflanzungsweise stehe.

Wie die späteren Untersuchungen von Awerinzew (1906) und Elpatiewsky (1907) gezeigt haben, ist diese Annahme vollkommen gerechtfertigt gewesen.

Awerinzew spricht von der Bildung von Macro- und Microamöben. die nach seiner Vermutung zur Ausübung der geschlechtlichen Fortpflanzung, nämlich der Copulation, bestimmt sind.

Elpatiewsky beschreibt sehr eingehend die Bildung dieser Gameten sowie auch die Entstehung der von ihm nach der Lang'schen Terminologie, als Pseudopodiosporen bezeichneten Körper, wobei er auf die Unterschiede in den Bildungsprozessen der einen wie der anderen eingeht.

Außerdem wird in der Arbeit des letzten Verfassers durch eine ganze Reihe von Zeichnungen der Prozeß der vegetativen Teilung von zweikernigen *Arcella* illustriert. Diese Teilung wird von ihm als eine Mitose primitivster Art aufgefaßt.

Im Zeitraum zwischen der Arbeit R. Hertwig's und den letztgenannten zwei Autoren ist noch eine Arbeit: Martini. „Beobachtungen an *Arcella vulgaris*“ (1905) erschienen; dem Verfasser ist es, nach der vollkommen richtigen Bemerkung Awerinzew's, nicht gelungen, die verschiedenen Fortpflanzungstadien dieses Rhizopods in ihren gegenseitigen Beziehungen zu erkennen.

---

[1]) Die hier von R. Hertwig als Chromatinnetz bezeichneten Gebilde wurden von ihm selbst, als auch noch von anderen Beobachtern (Verworn, Rhumbler) schon vorher beschrieben.

[2]) l. c. S. 373.

Wenn ich zu dieser kurzen literarischen Übersicht noch die kleine Mitteilung Gruber's über „Die Teilung der Monothalamen Rhizopoden" (1882), in der von einer mitotischen Kernteilung bei einer jungen einkernigen *Arcella* gesprochen wird, hinzufüge[1]) — und außerdem noch die Bemerkung Dangeard's (1903) über denselben Gegenstand nenne, so ist die ganze Literatnr in der uns interessierenden Frage erschöpft.

Vegetative Fortpflanzung.

Die vegetative Fortpflanzung von *Arcella vulgaris* geschieht auf dreierlei Weise:

a) Zweiteilung,
b) Bildung einzelner Knospen,
c) Zerfall des ganzen *Arcella*-Körpers in Agameten (Pseudopodiosporen von Elpatiewsky)

a) Zweiteilung.

Die bei diesem Prozeß im Plasma und im Chromidium zu beobachtenden Vorgänge sind äußerst genau nnd eingehend von Elpatiewsky (13) beschrieben und ich will sie hier nicht weiter berühren. Was aber die Mitose anbelangt, so ist sie bei dem ebengenannten Autor nicht ganz ausführlich dargelegt.

Dieser Prozeß verläuft, wie das auch Dangeard (11) recht kurz erwähnt, folgendermaßen:

Vor dem Beginn der Teilung schwillt der Binnenkörper, der im Ruhezustand in Form einer etwas kompakten Masse das Kernzentrum einnimmt, bedeutend an nnd füllt fast den ganzen Innenraum des Kernes ans (Fig. 10). Zwischen ihm und der Kernmembran bleibt ein verhältnismäßig enger im optischen Durchschnitt ringförmiger Raum übrig. Im Innern des Binnenkörpers ist ziemlich deutlich das achromatische Netz mit den Anhäufungen von Chromatinkörpern an seinen Knotenpunkten zu bemerken.

Die allgemeine Färbung des Binnenkörpers (nach Anwendnng von Boraxcarmin) ist in diesem Kernzustand viel schwächer als beim

---

[1]) In derselben Mitteilnng spricht der Verfasser noch über das Ansschlüpfen der amöboiden Körper ans der *Arcella*-Schale, aber von dem Satz „omnis nnclens e nncleo" ansgehend hält er die entschlüpfenden Amöben für Parasiten.

ruhenden Kern, so daß er verhältnismäßig chromatinarm aussieht. Da er jedoch bedeutend an Größe zugenommen hat, so kann man diese Chromatinarmut für eine scheinbare halten. Bei dem weiteren Verlauf des Prozesses wird der Binnenkörper von neuem etwas kleiner und sein Chromatin beginnt sich an beiden Polen des Kernes in Form von Halbmonden zu sammeln.[1]) Diese Bildungen entsprechen, meiner Ansicht nach, vollkommen jenen, die Vahlkampf (40) bei der Caryokinese bei *Amoeba limax* als Polkörper bezeichnet.

Diese polaren Gebilde sind stark vacuolisiert und lassen bei ihrer Bildung im Äquator des Binnenkörpers einen lichten Zwischenraum, in dem eine ganze Reihe paralleler Fäden bemerkbar wird, die von einem Polkörper zum anderen verlaufen (Fig. 11). Diese Fäden stellen die Spindel dar, doch bestehen sie nicht allein aus Achromatin. Nach ihrer mehr oder minder intensiven Färbung zu urteilen ist ihnen eine Menge kleinster Chromatinpartikelchen eingelagert.

Fig. 12 stellt solch ein von mir beobachtetes Stadium dar. Die Polkörper, immer noch vacuolisiert, kondensieren sich mehr und mehr an den Polen und werden halbkugelförmig. Diese Form, sowie die Vacuolisierung behalten sie bis zum Ende des Prozesses bei. Währenddem nimmt die Färbbarkeit der Spindel immer mehr und mehr ab und an ihrem Äquator ordnet sich eine ganze Reihe ziemlich stark sich färbender Chromatinkörnchen an. Diese Chromatinkörnchen entstehen allem Anschein nach durch den Zusammentritt der früher den achromatischen Fäden eingelagerten chromatischen Partikelchen. Dieses Stadium müssen wir als das Stadium der Äquatorialplatte mit einer großen Menge winziger Chromosomen betrachten. Die Zahl der Chromosomen festzustellen war mir wegen ihrer minimalen Größe unmöglich.

Das eben beschriebene Stadium entspricht, allem Anschein nach, der in der Arbeit Elpatiewsky's wiedergegebenen Zeichnung Doflein's.

Fast dasselbe Bild gibt Vahlkampf für *Amoeba limax*, allein mit dem Unterschied, daß bei dem letzten Tiere die in der Äquatorialplatte der Spindel liegenden Chromatinkörnchen, später, in den weiteren Stadien, zu drei großen Chromosomen zusammenfließen. Bei *Arcella* ist dieser Vorgang nicht zu beobachten.

Beim weiteren Verlauf des Prozesses teilen sich die Chromosomen und dadurch entstehen die Tochterplatten (Fig. 13). Danach ver-

[1]) Dangeard hatte wahrscheinlich diesen Prozeß am lebenden Objekt beobachtet, da er diese Polarbildungen für achromatische hält.

schwinden die Chromosomen und die Spindelfäden erlangen von neuem die Fähigkeit sich bis zu einem gewissen Grade Kernfarbstoffe anzueignen; gleichzeitig verdicken sie sich etwas. Zu dieser Zeit nimmt der ganze Kern allmählich eine stark gestreckte Form an. Die Polkörper behalten immer noch ihre mehr oder minder halbkugelige Form bei; von ihren, der Spindel unmittelbar zugekehrten Oberflächen geht eine große Menge stark gefärbter Fortsätze aus, die sich längs der Spindelfäden hinziehen (Fig. 14).

Dieses Bild gibt mir Veranlassung zu behaupten daß das Chromatin der Chromosomen der Tochterplatten, welches vorher sich in den Spindelfäden verteilt hat zu den Polkörper hingezogen wird und schließlich mit ihnen verschmilzt.

Beim Auseinanderweichen der beiden Kernhälften wird die Spindel schmäler nnd länger und reißt schließlich. Die bis jetzt vollkommen einheitlich gebliebene Kernmembran platzt auch entzwei und schließt sich sofort um jeden der beiden Tochterkerne. Die Spindelfäden verschwinden, die Binnenkörper der Tochterkerne siud immer noch stark vacnolisiert nnd behalten eine Zeitlang die Form der halbkugeligen Polkörper. In der Nähe der Tochterbinnenkörper, an der Stelle, wo sich ihnen früher die Spindel anschloß, ist eine Anzahl kugelförmiger Chromatingebilde zn bemerken, welche sich wahrscheinlich aus abgerissenen Teilen der oben erwähnten Polkörperfortsätze gebildet haben (Fig. 15). Einige Zeit danach nehmen die Binnenkörper, sowie die ganzen Kerne die gewöhnliche Kngelform an.

Von neuem auf die Arbeit von Vahlkampf zurückkommend, finden wir, daß die Kernteilung bei *Amoeba limax* zwei Wege einschlagen kann, nämlich: deu komplizierteren mit Bildung von drei großen Chromosomen oder den einfacheren mit Bildung einer in der Mitte der Spindel kompakten Chromatinmasse, das Mittelstück des Verfassers. Auf diese Weise werden für ein und dasselbe Tier zwei Modifikationen in der Kernteilung festgestellt.[1]) Es ist sehr möglich, daß wir auch bei *Arcella* mit denselben Erscheinungen zu tun haben, wobei die eben beschriebene Caryokinesis den einfacheren Prozeß der Kernteilung bei *Arcella* darstellt, während jener von

[1]) Noch früher, im Jahre 1903, hat Lorwenthal in seiner Arbeit „Beiträge zur Kenntnis des Basidiobolus lacertae Eidam." bei diesem Algenpilz zwei Arten von Kernteilung beschrieben und die Vermutung ausgesprochen, daß man es hier mit einer vegetativen und einer generativen Teilung zu tun habe (Arch. f. Protistenkunde Bd. 2 1903).

Gruber (20) beobachtete als der komplizierte erscheint, um so mehr als ich es für möglich halte, daß die caryokinetische Teilung der Sekundärkerne, wie sie von R. Hertwig beschrieben wurde und von mir, wie aus dem weiteren ersichtlich sein wird, in einem Falle studiert wurde, einen vollkommeneren Prozeß als den eben beschriebenen darstellt.

In bezug auf die Gleichzeitigkeit in der Teilung der beiden *Arcella*-Kerne bei der Zweiteilung des Tieres, die Elpatiewsky festgestellt zu haben glaubt, bin ich anderer Meinung. Meinen Beobachtungen zufolge teilen sich die beiden Kerne nicht immer gleichzeitig. Außer, daß man sehr oft die beiden Kerne in verschiedenen caryokinetischen Stadien beobachten kann, hatte ich einmal in einem meiner Präparate die Gelegenheit, das folgende Bild zu beobachten: einer der Kerne hat sich schon vollständig geteilt und Tochterkerne gebildet, während der andere sich erst einzuschnüren beginnt.

Es erscheint mir auch zweifelhaft, daß die beiden Kerne des Tochtertieres unbedingt von der Teilung der beiden Kerne des Muttertieres abstammen. Wenigstens in einzelnen, vielleicht in äußerst seltenen Fällen kann man das direkt entgegengesetzte Verhalten beobachten, nämlich, daß die beiden Kerne der Tochterarcella aus der Teilung eines der Kerne des Muttertieres hervorgehen, während der andere Kern des Muttertieres, das noch in der Verbindung mit dem Tochtertiere sich befindet, gar keine Spuren einer Teilung aufweist.

Was die Bedeutung des Zweiteilungsprozesses bei *Arcella* anbetrifft, so spielt er bei der Vermehrung des Tieres eine wichtige Rolle.

In den Kulturen trifft man immer eine große Anzahl Individuen mit kaum gefärbten Schalen, die zweifelsohne aus der Teilung der alten Tiere hervorgegangen sind. Es ist ja wahr, daß man in den Tagesstunden den Teilungsprozeß äußerst selten zu beobachten bekommt — jedoch in dem spät abends fixierten Material trifft man eine große Anzahl in Teilung begriffener Individuen.

Awerinzew (2) weist auf die Tatsache der nächtlichen Teilung der Rhizopoden hin, doch gibt er nicht an, an welchen Rhizopoden er seine Beobachtungen gesammelt hat. Auch Schewiakoff (38) macht über die Teilung von *Euglypha alveolata* die Angabe, daß sie nachts vor sich gehe; aus dem Vorgehenden ist ersichtlich, daß *Arcella* sich in dieser Hinsicht ebenso verhält.

b) Knospenbildung.

Die Knospungabtrennung kann bei *Arcella*, so weit ich aus meinen Beobachtungen schließen darf, während des ganzen Lebens der *Arcella* als beschalter Wurzelfüßler vor sich gehen.

Bei diesem Prozeß trennen sich von der ganzen Chromidiummasse größere oder kleinere Teilchen ab. Sie liegen im Plasma, in der Mehrzahl der Fälle in seiner oberflächlichsten Schicht, ich möchte sagen an der Peripherie des Tieres (Fig. 16).

Die innere Struktur der abgetrennten Chromidialteile ist anfangs mit derjenigen der übrigen Chromidialmasse identisch, d. h. sie stellt ein deutlich ausgeprägtes Netz dar, in dessen Maschen eine Menge intensiv sich färbender Chromatinkörnchen eingelagert ist. Allmählich aber verschwindet diese Netzstruktur, der Umfang der Chromidiumklümpchen nimmt ab, ihre Masse wird kompakter und rundet sich ab. Auf diesem Wege entstehen die Anlagen der Sekundärkerne, welche später sich zu den Kernen der amöboiden Knospen umbilden.

Die Zahl der auf diese Weise entstehenden Sekundärkerne, sowie folglich die Zahl der zukünftigen Knospen kann bei verschiedenen Individuen recht verschieden sein, so hatte ich Gelegenheit, Tiere mit einem, zwei, sowie auch Individuen, in denen deren 5, 6 oder mehr waren, zu beobachten.

Auch die Größe dieser Gebilde kann bei ein und demselben Tier in gewissen Grenzen schwanken (der kleinste von mir gemessene Durchmesser betrug 3, der größte 5 μ).

Bei dem weiteren Verlauf des Kernbildungprozesses werden um die Anlagen der Sekundärkerne helle Räume sichtbar, die sich schwächer tingieren als das sie umgebende Plasma.

Hiermit endet eigentlich der Prozess der Bildung des Knospenkernes im Muttertiere.

Um jede der entstandenen Chromatinkugeln differenziert sich ein Teil des Plasmas. Dieser Vorgang besteht darin, daß das um die Kugeln gelagerte Plasma sich anscheinend verdichtet und seine wabige Struktur feiner und zarter wird. Sodann trennt sich diese differenzierte, die Anlage des sekundären Kernes enthaltende Plasmamasse von dem übrigen Körper des Muttertieres und tritt nach einiger Zeit in Form einer kleinen Amöbe aus der Schalenöffnung heraus (Fig. 17).

Die weitere Differenzierung des Kernes, die in dem Auftreten einer deutlichen Kernmembran ihren Abschluß findet, geht schon im

Körper der freien Amoebe vor sich. Das weitere Schicksal dieser Amöben habe ich nicht verfolgt. Doch zweifle ich nicht daran, daß ihr Schicksal demjenigen anderer amöboider Körper, wie der Agameten und Gameten, nach der Copulation identisch ist.

Das Leben des erwachsenen Tieres, welches eine größere oder kleinere Zahl solcher Knospen erzeugt hat, wird scheinbar durch diesen Prozeß gar nicht beeinträchtigt.

c) Agamogonie.

W. Elpatiewsky (13) beschreibt im Arcellakörper die Bildnng der von ihm Pseudopodiosporen genannten Gebilde. Die von mir beobachteten Tatsachen bestätigen vollkommen sowohl das Vorhandensein dieses Vorganges als auch den von Elpatiewsky geschilderten Verlanf. Um den Prozeß der Agametenbildnng zu illustrieren, gebe ich in Fig. 18 eine Abbildung eines Präparats, aus der vollkommen dentlich zn ersehen ist, wie in den einzelnen Chromidiumstücken durch eine Verdichtung ihrer Centralteile die Sekundärkerne der Agametengeneration entstehen. In dieser Figur ist eine *Arcella* dargestellt, deren Chromidium restlos in 6 Einzelstücke zerfallen ist; in 4 von ihnen sind kngelige Chromatinansammlungen zn bemerken, die die Anlagen der Seknndärkerne darstellen. Auch hier wie in dem früher beschriebenen Prozeß der Knospenbildung geht die endgültige Differenziernng der Kerne nicht im Körper des Muttertieres vor sich, sondern in den schon frei gewordenen jungen Amöben. Fig. 19a gibt ein solches Amöbchen wieder. Ihr Kern besteht, so zn sagen, aus zwei Teilen, einem zentralen vollkommen runden und dichten nnd einem peripheren, der wie ans einer Menge kleinster Chromatinkörnchen zusammengesetzt, erscheint. Bei stärkerer Vergrößernng (Fig. 19b) wird zwischen der zentralen Chromatinkugel — dem znkünftigen Caryosom — und der sie umgebenden Chromatinmasse ein heller Raum sichtbar. Von der Centralkngel gehen radiär angeordnete chromatinhaltige Fäden durch diesen hellen Ranm nnd verbinden sie mit der nmgebenden Chromatinmasse. Auf diese Weise erhalten wir hier ein Bild, das mit dem seinerzeit von R. Hertwig für die in dem erwachsenen Tier entstehenden Seknndärkerne beschriebenen (22. Taf. XXXVIII Fig. 8, 9 nnd 10a) vollkommen identisch ist.

Bei der Beschreibung der Bildung und des Austrittes der Amöben aus der Schale weist Elpatiewsky darauf hin, daß sie nicht alle gleichzeitig, sondern eine nach der anderen gebildet werden und

daß sie noch einige Zeit nach dem Verlassen der Mutterschale auf der Schalenoberfläche herumkriechen; sie verlassen nur selten die Schale sofort nach ihrem Austritt.

Meine eigene Beobachtungen bestätigen die Angabe Elpatiewsky's für gewisse Einzelfälle. Sowie ich aber die Gelegenheit hatte, eine Agametenbildungepidemie zu verfolgen, so stellte es sich heraus, daß der ganze Vorgang äußerst schnell verläuft und daß in der Mehrzahl der Fälle fast alle neugebildeten amöboiden Körper gleichzeitig die Mutterschale verlassen. Figuren 1—4, die ich nach ein und demselben lebenden Individuum gezeichnet habe, illustrieren fast den ganzen Prozeß des Agametenaustritts. Aus der Schalenöffnung tritt die Plasmamasse als verschieden große kolbenförmige Fortsätze heraus. Die Stiele, an denen diese Verdickungen sitzen, werden immer dünner und dünner und reißen schließlich durch.

Die frei gewordenen Agameten bilden sofort 2—3 dicke kurze spitzauslaufende Plasmafortsätze und kriechen davon. Dabei kann es selbstverständlich vorkommen, daß manche auf die Schale des Muttertieres gelangen und sich dort noch einige Zeit aufhalten. In dem in meinen Abbildungen wiedergegebenen Fall sind gleichzeitig 5 verschieden große Agameten aus der Schale herausgetreten und ein von ihnen hat sich sofort daselbst geteilt. Etwa 5 Minuten nach dem Austritt dieser Agameten lieferte das Muttertier ein zweites Mal junge Tierchen, doch diesmal nur zwei. Die Dauer des ganzen Vorganges betrug nicht mehr als 15—20 Minuten. Nach dem Austritt der Agamenten blieb im Schaleninneren nur ein geringes Häufchen Plasma. Ob es Kerne enthielt, war wegen der Undurchsichtigkeit der alten dunkelbraunen Schale unmöglich festzustellen.

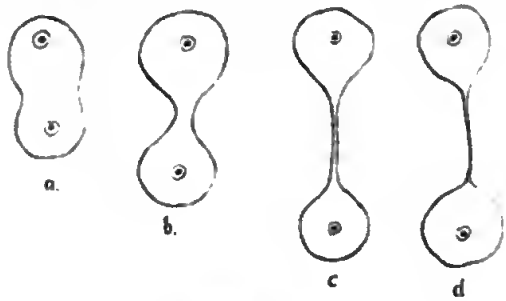
Solcher Agametenaustritt erfolgte in einigen meiner Kulturen Ende September und Anfang Oktober epidemisch. Während dieser Zeit war es schwer, eine *Arcella* zu finden, die nicht im Zerfall in Agameten begriffen war.

In denselben Kulturen verlief parallel dem eben beschriebenen Prozeß noch ein anderer ihm vollkommen gleichwertiger: Der ganze Schaleninhalt von *Arcella* tritt heraus und schwillt dabei stark an. Er stellt dann eine ziemlich große formlose, wenig durchsichtige und körnchenreiche Masse dar. Einige Zeit nach dem Austritt bildet dieser Körper Knospen (Fig. 5). Die entstehenden Knospen können verschieden groß sein (5—15—25 μ im Durchmesser). Das Plasma der Knospen wird während des Knospungprozesses immer durchsichtiger, es treten in ihm Vacuolen auf und die Kerne werden sichtbar, — meistens je ein Kern in jeder Knospe. Außerdem werden noch mehr

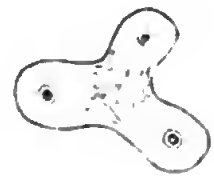
oder minder formlose Körperchen, die ebenso grünlich und lichtbrechend wie die Kerne sind, bemerkbar.

Die Knospen trennen sich, nachdem sie ausgebildet sind, vom Muttertier und bilden plasmatische Fortsätze. Sehr viele von ihnen treten sodann selbst in Teilung, d. h. auch hier kommt derselbe Prozeß vor, wie derjenige, den ich bei der ersten Art von Agametenbildung beschrieben habe.

Die Teilung verläuft äußerst schnell. In 2—3 Minuten hat sich die junge Knospe, ohne jegliche Vorbereitung plötzlich, inmitten lebhafter Bewegung, wie es die Textfigur A zeigt, durchgeschnürt und in zwei Tochterindividuen gesondert.



Textg. A.



Textfig. B.

Ich glaube darauf hinweisen zu müssen, daß außer der Zweiteilung manchmal eine Teilung in drei Individuen vorkommt. Textfigur B gibt einen solchen Fall wieder.

So läßt sich der Vorgang an lebenden Objekten beobachten. Das Studium der entsprechenden Präparate gibt eine Reihe von Bildern, die die inneren Erscheinungen bei diesem Vorgang uns vor Augen führen. Fig. 20 gibt eine *Arcella* wieder, die im Begriff ist, ihre Schale zu verlassen. Der größere Teil des Plasmas liegt schon draußen und in ihr sind Sekundärkerne sowie verschieden große kugelförmige oder unregelmäßig geformte kompakte Chromidialbrocken eingebettet. Die hier vorhandenen Sekundärkerne befinden sich nicht alle im gleichen Entwicklungsstadium. Einige haben schon ihre endgültige Form angenommen, während andere sich noch im Stadium der kugelförmigen, mit einem hellen flach umgebenen Chromatintropfen befinden. Im Schaleninneren befindet sich noch ein ganzes Quantum Plasma, das durch eine Anzahl Epipodien an die Wände der Schale befestigt ist und beide Primärkerne, sowie Überreste des fast gar nicht veränderten Chromidiums enthält. In diesem Fall sehen wir, daß der ganze *Arcella*-Körper die Schale verläßt.

In anderen Fällen wird ein nur partielles Heraustreten beob-

achtet. In diesen Fällen tritt nur ein mehr oder minder großer Teil des Plasma heraus, welches entweder nur einen verhältnismäßig großen Sekundärkern und eine Menge verschieden großer Chromidinmbrocken enthält (Fig. 21), oder es finden sich außer dem größeren Sekundärkern auch noch andere kleinere Sekundärkerne; wie in dem ersten der oben beschriebenen Fälle befinden sich auch hier die Sekundärkerne in den verschiedensten Entwicklungsstadien. In Fig. 22 ist eine *Arcella* dargestellt, aus deren Schale ein Teil ihres Plasmas austritt, dem ein großer Sekundärkern sowie ein viel kleinerer und außerdem eine ganze Reihe Sekundärkernanlagen in verschiedensten Entwicklungsstadien eingelagert sind. Die eine von ihnen kann man in den kompakten kugeligen Chromidiumbrocken nur erst vermuten (a), um die anderen ist schon der helle Hof im Entstehen begriffen (b).

Diese Beobachtungen können denjenigen von R. Hertwig und Elpatiewsky über die nicht gleichzeitige Ausbildung der Sekundärkerne im Inneren des in der Schale befindlichen *Arcella*-Körpers an die Seite gestellt werden.

Auf diese Weise haben wir in den bis jetzt von uns beschriebenen Fällen den Austritt aus der Schale nicht einzelner fertiger Amöbchen, sondern entweder den Austritt des ganzen *Arcella*-Körpers oder nur eines Teiles von ihm sehen können. In dem austretenden Plasma liegen teilweise schon fertig geformte Sekundärkerne oder solche, die erst in Bildung begriffen sind.

In frischen, d. h. vor verhältnismäßig kurzer Zeit aus den natürlichen Wasserbehältern abgezweigten Kulturen zerfällt die aus der Schale ausgetretene Plasmamasse fast unmittelbar in einzelne amöboide Körper. Ich hatte öfter die Gelegenheit, in solchen Kulturen den Austritt dieser Plasmamassen, sowie den erwähnten, ihm nach wenigen Minuten folgenden Zerfall derselben zu beobachten.

Fig. 5 stellt ein solches „Pseudoplasmodium“ dar, welches vor kurzer Zeit die *Arcella*-Schale verlassen hat und sich gerade in Begriff befindet, in kleine Amöben zu zerfallen.

Präparate solcher Pseudoplasmodien untersuchend, finden wir, daß jede sich abtrennende kleine Amöbe einen Kern und außerdem eine größere oder kleinere Menge kompakter Chromatinbrocken — Chromidiumreste, kugelige oder formlose — enthält. Um einige der kugeligen Chromatinmassen sind helle Räume zu bemerken, welche auch bei der Bildung der Sekundärkerne beobachtet werden.

Wir sehen hier also ebenfalls, daß nicht alle Sekundärkerne gebildet sind. Die Fortsetzung dieses Prozesses der Neubildung der

Sekundärkerne wird noch in den schon abgetrennten Amöben vor sich gehen. Außerdem muß ich noch darauf hinweisen, daß bei diesem Prozeß des Pseudoplasmodiumzerfalles, ganz wie in dem Falle des Austrittes der einzelnen Agamenten, die sich von der ausgetretenen Plasmamasse abtrennenden Amöben in der Größe stark variieren und daß die kleineren, den Kern ausgenommen, meistens keine Chromatineinschlüsse enthalten.

Die Fig. 23, 24 und 25 stellen solche in Amöben zerfallende Pseudoplasmodien dar. Auf den ersten Blick schon fällt der Unterschied zwischen den in den Fig. 23, 24 abgebildeten Pseudoplasmodien und dem, das die Fig. 25 wiedergibt.

In den beiden ersten finden wir keine großen Chromidinmreste sowie auch keine Spuren von Primärkernen. In dem in den Fig. 25 abgebildeten Fall sehen wir die einen wie die anderen. Zur selben Zeit erblicken wir in den beiden ersten je einen verhältnismäßig großen Sekundärkern. Hieraus wird, meiner Meinung nach, vollkommen logisch zu schließen sein, daß auch die Herkunft dieser drei Pseudoplasmodien eine verschiedene ist. Das letzte ist durch den Austritt aus der Schale des ganzen *Arcella*-Körpers entstanden, stellt damit die Folge des in Fig. 20 abgebildeten Prozesses dar und enthält daher Reste der Primärkerne und um sie herum Aufhäufungen von Chromidiumüberresten. Die zwei anderen (Fig. 23, 24) sind auf dem Wege des Austrittes von Teilen des *Arcella*-Körpers entstanden und entsprechen in früheren Stadien den Fig. 21 und 22.

In anderen Fällen tritt die Auflösung der Pseudoplasmodien in Amöben nicht sofort nach dem Austritt aus den Schalen ein, sondern sie können vorher noch stumpfe Pseudopodien erzeugen und einige Zeit herumkriechen. Die Fig. 28, 29 und 30 geben gerade diese Pseudoplasmodien wieder, die eine größere oder kleinere Anzahl Sekundärkerne enthalten. In Fig. 28 sind auch die stumpfen Pseudopodien gut zu sehen.

Wie es aus dem Gesagten ersichtlich ist, können manche Knospen auch vielkernig sein — das sind, sozusagen, Tochterpseudoplasmodien, die ihrerseits nach einiger Zeit in einkernige amöboide Körper zerfallen. Ich habe schon oben darauf hingewiesen, daß einige der Knospen schon zu einer Zeit sich zu teilen beginnen, wo sie noch in Verbindung mit dem Mutterkörper sich befinden (Fig. 1—4). Außerdem, wie schon erwähnt, hatte ich öfters Gelegenheit zu beobachten, daß die abgetrennte Knospe fast unmittelbar nach dem Austritt aus der Mutterschale sich in zwei, ja drei kleine Amöben teilen kann. Diese Erscheinung kann ich nur auf die Weise erklären, daß die

anfangs gebildete Knospe nicht einen, sondern zwei oder noch mehr Kerne enthält, wie wir das z. B. in den Fig. 29 und 30 bestätigt sehen. Es ist aber auch möglich, daß in einigen der Knospen, die zuerst nur einen Kern enthalten, sich später noch einer oder mehrere differenzieren, und mit einem Teil des sie umgebenden Plasmas von der übrigen Knospenmasse sich abtrennen. Fig. 27 gibt einen amöboiden Körper wieder, der nur einen vollständig ausgebildeten Kern und eine Anzahl kugeliger Chromidiumbrocken enthält. Drei von ihnen sind vollkommen kugelförmig nnd stellen möglicherweise die noch nicht ganz ausgebildeten Kerne weiterer Knospen dar, welche sich später von diesem amöboiden Körper abtrennen werden.

Anf alle Fälle erscheint es mir vollkommen klar, daß der Prozeß einer solchen Knospendurchschnürnng so lange andanern mnß, bis die amöboiden Körper, welche sozusagen das Endziel der agamogenen Entwicklung von *Arcella* darstellen, alle einkernig werden.

Der Austritt des ganzen oder nur eines Teiles des Körpers aus der Schale mit dem darauf folgenden Zerfall in einkernige amöboide Körper stellen keine ausschließlich bei *Arcella* vorkommenden Prozesse der agamogenetischen Fortpflanzung dar.

Schaudinn hat zu verschiedenen Zeiten eine ganze Reihe ähnlicher Vorgänge bei den verschiedensten Formen des Süßwassers und bei den Meeresrhizopoden beschrieben. Bei *Echinopyxis* (37) z. B. hat er den Austritt des ganzen Körpers aus der Schale und seinen weiteren Zerfall in einkernige amöboide Körper gesehen. Bei *Calcituba* (34) geht die Abtrennung von größeren oder kleineren Plasmapartien von dem noch in der Schale befindlichen Mutterkörper vor sich. Die abgetrennten Plasmateile enthalten entweder einen oder eine große Anzahl von Kernen. Derselbe Prozeß wurde von ihm auch bei *Patellina corrugata* und *Miliola* beobachtet.

Der eben betrachtete Vorgang steht jenen Erscheinungen derselben Ordnung am nächsten, die von F. Schaudinn bei *Echinopyxis* beschrieben wurden, da in beiden Fällen die Kerne der amöboiden Körper aus dem Chromidium entstehen. In anderen von ihm beschriebenen Fällen entstehen diese Kerne aus den Mutterkernen. Es muß allerdings hervorgehoben werden, daß in allen solchen Fällen das Chromidium fehlt. Die Besonderheit von *Arcella* im Vergleich mit allen betrachteten Beispielen besteht darin, daß wir bei diesem Tier eine Anzahl verschiedener Wege kennen gelernt haben, auf denen dasselbe Ziel, nämlich die Bildung eines einkernigen Agameten, erreicht wird.

Digitized by Google

R. Hertwig (23) gibt eine ganze Reihe von Bildern, die die Teilnng der Sekundärkerne betreffen. Er setzt dabei voraus, daß das Endresultat dieses Prozesses die Zweiteilung des Tieres sei. Es handelt sich hier um jene Tiere, bei denen nach Hertwig's Meinung die Sekundärkerne die degenerierenden Primärkerne zu ersetzen bestimmt seien. Ich selbst hatte keine Möglichkeit, diese Vertretung der Primärkerne durch die Sekundärkerne zu verfolgen. Nach genauem Studium der Hertwig'schen Zeichnungen glaube ich annehmen zu dürfen, daß seine diesbezüglichen Beobachtungen nicht an *Arcella vulgaris*, sondern an der irrtümlich für sie gehaltenen *Arcella discoides*, die in der Mehrzahl der Fälle eine große Anzahl kleiner, regelmäßig in Chromidialnischen gelegener Kerne besitzt, gemacht wurden. Mir lagen aber ausschließlich Tiere der ersten Form vor, die normalerweise nur zwei Primärkerne enthalten und nur in seltenen Fällen eine größere Anzahl derselben aufweisen — diese entstehen, wie Elpatiewsky das gezeigt hat, durch ungleichzeitige Teilung der zwei Primärkerne.

Jedenfalls ist ungeachtet dessen, ob die Erzeugung von Sekundärkernen zur Bildung einkerniger Knospen oder erwachsener vielkerniger Formen führt, die Teilung der Sekundärkerne nach einem etwas anderen Typus als die Caryokinese der Primärkerne bei der Zweiteilung des Tieres, eine feststehende Tatsache.

Mir selbst ist es allerdings nur einmal gelungen, das Teilungsbild dieser Sekundärkerne in der aus der Schale ausgetretenen Plasmamasse zu Gesicht zu bekommen. In groben Zügen ist diese Caryokinese (Fig. 26) derjenigen seinerzeit von R. Hertwig beschriebenen äußerst ähnlich.

Es ist wohl möglich, daß wir hier mit einer Reduktionsteilung der zukünftigen Macroamöbenkerne (Elpatiewsky's) zu tun haben.

Das weitere Schicksal der Agameten.

Die auf die eine oder andere Weise entstehenden Knospen enthalten außer einem Kern auch noch, wie oben schon darauf hingewiesen wurde, im Plasma eine größere oder kleinere Quantität von Mutterchromidialbrocken. Diese Brocken erscheinen in verschiedener Form und Größe. In den einen Fällen sind sie mehr oder weniger kugelförmig, in den anderen ist ihre Form ganz un-

regelmäßig. Das Schicksal dieser Chromidiumüberreste ist, soweit es mir zu ermitteln gelungen, dreierlei Art.

1. Einige von ihnen, nämlich diejenigen, die kugelig sind, werden ihrerseits allmählich zu Sekundärkernen und dann haben wir eine vielkernige Knospe vor uns, die, wie schon daraufhingewiesen wurde, nach der Zahl der Kerne, sich in einkernige Tochterknospen auflöst. Fig. 32 stellt eine Reihe solcher Knospen, die 1, 2, 3 oder 4 Kerne enthalten, dar.

2. Andere Chromidiumüberreste werden anscheinend vom umgebenden Plasma resorbiert, oder verwandeln sich allmählich in Reservestoffkörner (Kohlenhydrate-Zuelzer). So kann man an manchen Präparaten sehen, daß die Chromidiumstückchen sich schwächer mit Karmin tingieren, in anderen, daß ein Teil eines solchen Partikelchen, das schon vollständig deutlich scharf gezeichnete Konturen aufweist, sich noch, allerding schwach, mit Karmin färbt, während sein anderer Teil ganz farblos bleibt. Ich habe bedauerlicherweise den Prozeß der Umbildung des Chromidiummaterials in Reservestoffe nicht verfolgt, doch ist diese Frage von Zuelzer (1904) schon recht eingehend studiert worden.

3. Schließlich weisen in manchen Fällen meine Präparate darauf hin, daß Stücke von Chromidiumresten direkt aus dem Plasma eliminiert werden. Fig. 31 ist nach einem solchen Präparat gezeichnet.

Auf diese Weise entsteht auf einem der eben beschriebenen drei Wege, oder auf allen drei zusammen, ein einkerniger amöboider Körper, der nur noch im Kern Chromatin enthält.

Fast sofort nach der Abtrennung vom Körper des Muttertieres verlieren die nach Art von Amöben herumkriechenden jungen Tiere der neuen Generation ihre amöboide Gestalt und bilden, wie das schon Elpatiewsky beschrieben hat, dünne äußerst lange Pseudopodien, die, wenn das Tier sich in Ruhe befindet, radiär angeordnet sind. Fig. 6 gibt die Ansicht eines solchen Tieres von oben wieder. Fig. 7 ist eine Profilzeichnung eines solchen Tieres. Beide Zeichnungen sind nach lebenden Exemplaren angefertigt. Aus diesen Abbildungen ist es ersichtlich, daß unsere Tiere als fast halbkugelige Scheibe erscheinen. Die Pseudopodien gehen hauptsächlich vom Rande der Scheibe aus und nur teilweise von der oberen, sozusagen, Rückenoberfläche. An der unteren ventralen Oberfläche fehlen die Pseudopodien vollständig. Die meisten der Pseudopodien sind einfach, jedoch kommen auch solche vor, welche an ihren Enden gegabelt sind. Das ganze Plasma, außer einer dünnen oberflächlichen

Lage, ist in der Mehrzahl der Fälle von verschiedenen großen lichtbrechenden Körnchen erfüllt. Außerdem trifft man im Plasma auch noch kleinere oder größere Brocken einer Substanz, die ebenso schwachgrünlich aussieht wie der nur in Einzahl vorhandene Kern. Nach den gefärbten Präparaten zu urteilen, erwiesen sich diese Brocken als Chromidienüberreste, die noch aus dem Muttertiere stammen (Fig. 41). Im Körperinnern befinden sich 2, 3, manchmal mehr pulsierende Vacuolen.

Bei recht rascher Fortbewegung bilden sich die Pseudopodien fast ausschließlich in der Richtung der Bewegung.

Unser Tier ernährt sich, ebenso wie die erwachsene *Arcella*, von Algen. Die öfters im Körper des jungen Tieres in Nahrungsvacuolen anzutreffenden Diatomeen sind ein Beleg dafür.

Die ganze Erscheinung dieser jungen Arcellen erinnert außerordentlich stark an ein schon öfters unter verschiedenen Namen beschriebenes Tier. — *Heterophris* (F. E. Schulze), *Heliophris* (Greff) und schließlich *Nuclearia* (Cienkowsky). Alle diese unterscheiden sich nur dadurch von meinem Tiere, daß sie eine schleimige oberflächliche Lage, durch welche ihre Pseudopodien hindurchtreten, besitzen. Doch verschwindet in manchen Fällen auch dieser Gegensatz. Ich hatte Gelegenheit in einer Kultur, die ich zufällig einige Zeit der Wirkung direkter Sonnenstrahlen ausgesetzt hatte, eine Encystierung meiner Tiere zu beobachten.

Die Cystenhüllen waren aus einer ebensolchen Schleimlage entstanden. Eine dieser lebenden Cysten diente der Fig. 8 als Vorlage.

Die Cystenhülle besteht aus einer Anzahl von Lagen, die allerdings leicht zu übersehen sind. Ihre Oberfläche weist fast immer anhaftende Algen auf. Bei der Färbung konservierter Tiere ist ein starkes Mitfärben dieser Hülle immer zu beobachten. Der Farbstoff dringt durch sie in den Körper des Tieres vollkommen leicht ein. Bei der Entfärbung aber gibt die Hülle den Farbstoff vollständig wieder ab und im Glycerin, noch mehr aber im Nelkenöl ist es unmöglich, die Hülle zu sehen.

Diese Encystierung ist keine notwendige Erscheinung im Entwicklungsgang der jungen Arcellen. In einigen Fällen wurde die direkte Verwandlung der nuclearia ähnlichen Tiere in *Arcella* nach Ausscheidung einer Schale beobachtet. Die Zeit, welche notwendig ist, damit ein eben vom Muttertier abgetrenntes Tier sich durch die Ausscheidung der Schale in eine junge *Arcella* verwandelt, beträgt etwa 3 Wochen. In dem Falle aber, wo von den Tieren die oben beschriebene schleimige Masse ausgeschieden worden ist, verläuft

der Umwandlungsprozeß etwas langsamer; so zum Beispiel beobachtete ich am 2. und 3. Oktober den Austritt amöboider Körper aus der Mutterschale; am 5. — 6. Oktober bildeten die Tiere, nachdem sie einige Zeitlang der Wirkung direkter Sonnenstrahlen ausgesetzt waren, die Schleimhülle; am 5. November endlich traten einige von ihnen aus ihren Cysten heraus und erzeugten strukturlose Schalen.

Vor dem Ausscheiden der kleinen Schale zieht das Tier die Pseudopodien ein und erlangt das Aussehen einer runden Scheibe. Ihre Konturen werden immer schärfer. Der Prozeß macht den Eindruck, als ob die oberflächlichste Plasmalage erhärte, doch geht das Erhärten nicht gleichzeitig an der ganzen Körperoberfläche vor sich. So kann der Körper an einer Seite schon scharf konturiert erscheinen, während zur selben Zeit an der entgegengesetzten Seite keine ebenso scharfe Grenze zu beobachten ist. Dieselbe tritt dort erst nach einiger Zeit auf.

Die auf diesem Wege entstandene Schale erinnert in ihrer Form an die Schale einer erwachsenen *Arcella* (Fig. 43, 44), doch unterscheidet sie sich von dieser dadurch, daß ihre untere Oberfläche mit der oberen einen spitzen Winkel bildet, während bei der ganz ausgebildeten Arcellaschale dieser Winkel durch einen allmählichen runden Übergang ersetzt ist. Außerdem ist die Schalenöffnung des jungen Tieres größer als die des erwachsenen und die Schale selbst weist noch jene Strukturen, welche den älteren Schalen eigentümlich sind, nicht auf. Sie besteht aus einer dünnen strukturlosen Membran (Chitin?). Kurze Zeit nach ihrer Entstehung wird die Schale gelblich (Fig. 9).

Bütschli (7) sagt in seiner Beschreibung von *Pseudochlamis*: „Schale in Gestalt und Farbe wie *Arcella*; orale, flache Wand jedoch sehr dünn. Oberseite mit *arcella*-artiger Gitterzeichnung. Tierkörper wie *Arcella* (gewöhnlich mit nur einem Kern). [Auch diese Form möchte ich für einen Jugendzustand von *Arcella* halten.]“ [1])

Wenn wir uns der übrigen Literatur [2]) zuwenden, so finden wir, daß die Schale dieses Tieres lange nicht immer in ihrem Oberteil die Struktur der Arcellaschale anfweist und Penard (31) will daher die Tiere, welche diese Struktur in ihrem Schalenoberteil aufweisen als eine Varietät nämlich var. *arctica* auffassen. Außerdem beschreibt derselbe Verfasser unter dem Namen *Pseudochlamis arcelloides* ein

[1]) l. c. S. 183.

[2]) Claparède et Lachmann (8), F. E. Schulze (36).

zweikerniges Tier. Es ist noch beizufügen, daß die Durchmesser von *P. patella* und var. *arctica* 0,036 — 0,050 mm, derjenige von *P. arcelloides* 0,040 bis 0,070 mm beträgt.[1])

Auf Grund dieses aufgestellten Vergleiches der von mir beobachteten Erscheinung der Bildung und des Wachsens der Schale der jungen Arcellen mit den sodann angeführten Beobachtungen an *Pseudochlamis* drängt sich von selbst der Schluß auf, daß die jungen Arcellen als *Pseudochlamis* beschrieben wurden. *P. patella* var. *arctica*, wie aus dem weiteren vollkommen ersichtlich sein wird, entspricht vollständig einer jungen *Arcella* zur Zeit der Verwandlung ihrer strukturlosen Schale in die Schale der erwachsenen Form, die eine Lage von Prismen an ihrer Oberfläche aufweist.

Beim Vergleich der Größen einer einkernigen *Pseudochlamis patella* (0,036—0,050 mm) und einer zweikernigen *P. arcelloides* (0,040—0,070) drängt sich unwillkürlich die Auffassung auf, daß wir es im ersten Falle mit einer jungen einkernigen *Arcella*, im zweiten ebenfalls mit einer jungen *Arcella* deren Kern sich schon geteilt hat und dadurch die für *Arcella*, so typischen zwei Primärkerne gebildet worden sind, zu tun haben.[2])

Ich halte es für notwendig noch hinzuzufügen, daß die kurze Beschreibung von *Pseudochlamis patella*, welche wir bei den Begründern dieser Gattung und Species Claparède et Lachmann (10) finden, nicht ganz den von späteren Autoren gegebenen Beschreibungen dieser Form entspricht. Der Unterschied ist in der Form der Schale.

Bei der weiteren Entwicklung der jungen Arcellen verwandelt sich die primäre strukturlose Schale in die definitive Schale der erwachsenen *Arcella*, die, wie bekannt, aus zwei Lagen besteht: einer inneren, sehr dünnen und strukturlosen und einer äußeren; die aus einer Schicht miteinander verklebter Prismen besteht.

Die Versuche R. Hertwig's und Lesser's (26), sodann jene von Awerinzew (2), haben erwiesen, daß diese Prismen innen hohl sind. Außerdem gelang es Awerinzew durch Einwirken mit Pepsin und nachmaliger Behandlung mit verdünnter Oxalsäure die einzelnen Prismen voneinander zu isolieren. Bei einer Bearbeitung mit starker Oxalsäure gelang diesem Untersucher die vollständige Zerstörung der Prismenschicht; es blieb nur die dünne strukturlose Lage von der Schale übrig. Aus diesen Beobachtungen zieht Awerinzew die

[1]) Die Angaben über die Größe der Schalen habe ich aus der Arbeit von Awerinzew (2) genommen.

[2]) Ich nehme also an, daß wir in *Pseudochlamis arcelloides* eine junge schon zweikernige *Arcella* mit noch strukturloser Schale vor uns haben.

Folgerung, daß die Prismenschicht aus einzelnen kugelförmigen Elementen entsteht, die untereinander durch einen organischen Kitt verklebt sind. Nach seiner Anschauung entsteht die innere strukturlose Lage der Schale gleichzeitig mit der äußeren prismatischen.

Meine Beobachtungen über die Bildung des strukturierten Schalenteils bestehen in folgendem. An der höchsten Stelle der Schalenwölbung wird eine Gruppe von Bildungen wahrnehmbar, die als dunkle Fleckchen erscheinen. Die Bildungen haben die Form kleiner unzusammenhängender Tröpfchen. Etwas tiefer an der Schalenoberfläche sind diese Tröpfchen kaum noch angedeutet und auf einen flüchtigen Blick machen sie den Eindruck von nach allen Seiten vom Apex der Schale divergierenden punktierten Streifen. Bei einer Betrachtung der Schale in Profillage sind an ihrer Oberfläche tatsächlich Tröpfchen zu sehen; sie scheinen aus einer dicken Flüssigkeit zu bestehen, welche durch die unstrukturierte Schalenschicht hindurchsickert.

Aus dieser Beobachtung kann ich nur einen Schluß ziehen, nämlich den, daß die Prismenschicht der Schale von *Arcella* eine sekundäre Bildung ist, die auf der schon vorhandenen primären strukturlosen Unterlage entsteht. Sie bildet sich allem Augenscheine nach als ein Exkret der plasmatischen Kügelchen, die auf die Oberfläche der strukturlosen Hülle hindurchtreten. Die Beobachtung F. E. Schulze's (39) an *Pseudochlamis patella* (später var. *arctica* [Penard]), bei der er nur im obersten Teil der Schale eine Prismenschicht gesehen hat, scheint mir meine Annahme nur zu bestätigen.

Als der nächste Schritt zur Erlangung der endgültigen Form erscheint die Kernteilung. Wie dieser Prozeß vor sich geht, hatte ich zu verfolgen keine Gelegenheit. Es ist sehr möglich, daß die Beobachtung Gruber's (20) vollkommen richtig ist, wenngleich auch Elpatiewsky (13) sie bezweifelt.

Der Prozeß der Teilung der sekundären Kerne, wie er von R. Hertwig dargestellt und auch von mir bestätigt wurde, unterscheidet sich erheblich von der Teilung der Primärkerne und nähert sich gleichzeitig in vieler Hinsicht demjenigen, welchen Gruber beschreibt, jedoch, selbstverständlich, ohne die von jenem vorausgesetzen Centrosomen. Den Unterschied in der Beschreibung der beiden Prozesse kann man auf Rechnung der Beobachtungsmethoden setzen: Gruber verfolgte die Teilung am lebenden Objekt, R. Hertwig und ich am fixierten Material.

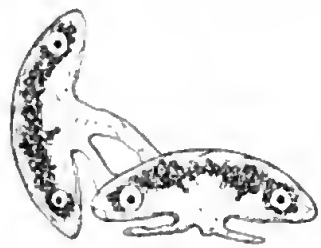
Wie ich glaube, kann die Teilung des Kernes sowohl vor, als auch nach der Ausscheidung der Schalenprismenschicht erfolgen.

Ich hatte öfters lebende Objekte mit strukturloser Schale und zwei Kernen gesehen, sowie, wenn auch seltener, kleine Arcellen mit vollständig ausgebildeter Schale und einem einzigen Kern. Der letzte Schritt in der Umwandlung der jungen *Arcella* in das erwachsene Tier besteht im Austritt des Chromidiums aus dem Kern, wie es auch Elpatiewsky (13) annimmt. Ich möchte noch die Ähnlichkeit dieses Prozesses mit dem von Prandtl (32) bei *Allogromia* sp. beschriebenen hervorheben.

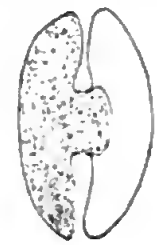
Chromidiogamie.

Im Frühjahr 1907 traten in meinen Kulturen, welche ich im Laufe von 5—7 Tagen der Wirkung einer Temperatur von 6—8° C aufgesetzt hatte, die Arcellen in paarweise Verbindung. Der Prozeß der Vereinigung der zwei Individuen geht, soweit ich nach den Beobachtungen an den lebenden Tieren feststellen konnte, auf folgende Weise vor sich: Eine *Arcella* kriecht an die andere heran, heftet sich an diesem Tier mit ihren Pseudopodien an und nimmt in bezug auf dasselbe eine vertikale Lage ein, d. h. das Tier stellt sich auf den Rand seiner Schale (Textfig. C).

Nach einiger Zeit fängt die zweite *Arcella*, die bis zu diesem Moment vollkommen ruhig verharrte, sich ebenfalls zu erheben an und nimmt zum Schluß eine ebenfalls vertikale Lage ein. Ihre Schalenöffnung ist der Schalenöffnung des anderen Tieres zugewandt.



Textfig. C.



Textfig. D.

Die Pseudopodien der beiden Tiere verschmelzen untereinander und die Schalen fügen sich mit ihren Öffnungen fest aneinander. Nach meinen Beobachtungen verharren die Tiere in solchem Zustande 2—24 Stunden. Während dieser Zeit tritt fast das ganze Plasma des einen Tieres in die Schale des anderen hinüber und es verbleibt in der ersten Schale nur ein geringer Teil desselben, welcher die Schale noch festhält (Textfig. D).

Danach verteilt sich das Plasma wieder gleichmäßig auf beide Schalen und die Tiere kriechen auseinander. Solche Pärchen, getrennt von den anderen Tieren, zu kultivieren ist mir damals nicht gelungen. Die in den hängenden Tropfen zur Beobachtung gebrachten Tiere oder jene, welche ich unter ein mit Wachsrändern versehenes Deckglas setzte, gingen entweder schon zur Zeit der engen Verbindung miteinander, oder kurze Zeit nachdem sie auseinandergegangen waren, zugrunde. In manchen Fällen trat bei den auseinandergegangenen Tieren ein Prozeß ein, den ich als abnorm auffasse: das ganze Plasma des Tieres trat aus den Schalen heraus und zerfiel in formlose Stücke.

Im Herbst desselben Jahres hatte ich das Glück gehabt, denselben Vorgang an einer großen Quantität von Individuen zu beobachten. Die Tiere, an denen diese Beobachtungen gemacht wurden, stammten aus natürlichen Wasserbecken, in welchen ich sie Anfangs und Mitte Oktober in kolossalen Mengen vorfand. Nach einigen Tagen des Aufenthaltes in Zimmertemperatur wiesen die Tiere eine epidemisch auftretende Neigung zu paarweisen Verbindungen auf. Diesmal gelang es mir, die in Uhrschälchen versetzten paarweise vereinigten Tiere zu kultivieren und als Resultat dieses Prozesses 2—3 Tage nach der Vereinigung den Austritt amöboider Körper zu beobachten.

Bütschli (8) hat denselben von ihm als Conjugation aufgefaßten Vorgang beobachtet und den nachherigen Austritt amöboider Körper beschrieben. Es ist bemerkenswert, daß seine Beobachtungen auch in den Monat Oktober fallen: das erstemal war es der 12., das zweitemal der 16. Oktober.

Die Tatsache, daß die Jahreszeit, in welcher meine und Bütschli's Beobachtungen über diesen Prozeß gesammelt wurden, in beiden Fällen dieselbe ist, gibt eine gewisse Veranlassung anzunehmen, daß die hier beschriebenen Vorgänge normalerweise im Herbst vor sich gehen.

Eine Reihe im Frühjahr sowie besonders im Herbst angefertigte Präparate gab mir das vollständige Bild der Vorgänge, welche im Inneren der verschmolzenen Tiere vor sich gehen.

Einige Zeit nach der Verschmelzung der Tiere beginnt in beiden eine Kerndegeneration; dabei geht dieser Prozeß in der Mehrzahl der Fälle in den beiden Individuen nicht gleichzeitig vor sich. Häufig trifft man solche Paare, in denen bei einem Tier an den Kernen noch keine Degenerationserscheinungen zu bemerken sind, während in dem anderen die Degeneration schon weit fort-

geschritten ist (Fig. 33). In der Mehrzahl der Fälle wird der Degenerationsprozeß dadurch eingeleitet, daß das Caryosom seine ursprüngliche Lage im Kern verändert. Im Normalzustand des Kernes liegt das Caryosom im Centrum desselben, bei beginnender Degeneration nähert es sich immer mehr und mehr der Kernmembran, legt sich schließlich dicht an dieselbe heran und tritt durch sie ins Plasma hindurch. In manchen Fällen kann man im Körper der verschmolzenen Tiere Kerne beobachten, die ihr Chromatin eingebüßt haben und wie blasse Blasen mit schwach angedeuteter wabiger Struktur aussehen. Das Chromatin der Kerne wird nach dem Austritt ins Plasma homogen, verliert seine Färbbarkeit und verschwindet allmählich.

In anderen Fällen verläuft der Prozeß der Kerndegeneration auf die Weise, daß der Binnenkörper in kugelförmige Brocken zerfällt, die ebenso, wie im ersten Fall das ganze Caryosom durch die Kernmembran in das Plasma hindurchtreten und hier verschwinden (Fig. 46, 47, 48).

Es gibt außerdem noch eine Art, auf die der Prozeß der Degeneration vor sich gehen kann: die Kernmembran verschwindet, das an der alten Stelle verbleibende Caryosom (Binnenkörper) quillt auf und löst sich allmählich im Plasma auf (Fig. 36, 37).

In anderen verhältnismäßig seltenen Fällen verläuft der Prozeß der Kerndegeneration in beiden vereinigten Individuen gleichzeitig. So gibt Fig. 35 ein Pärchen wieder, dessen Primärkerne sich im gleichen Degenerationsstadium befinden.

Fast gleichzeitig mit der Kerndegeneration, in manchen Fällen etwas früher, in manchen etwas später als diese beginnend, treten auch in den Chromidien Veränderungen auf. Ihre netzartige Struktur wird allmählich verwischter. Sie beginnen in Stücke zu zerfallen, verlieren an Umfang und Färbbarkeit. Zur selben Zeit beginnt das Plasma den Kernfarbstoff immer stärker zu binden, was darauf hinweist, daß es auf irgend eine Weise das Chromidiumchromatin aufnimmt.

Auch dieser Vorgang, wie der Kerndegenerationsprozeß, verläuft in den beiden verschmolzenen Individuen in der Mehrzahl der Fälle nicht gleichzeitig. Fig. 34 zeigt uns ein Pärchen, dessen Individuum A noch ein anscheinend unverändertes Chromidium, jedoch ein sich schon etwas intensiver färbendes Plasma aufweist; diese Plasmafärbung ist aber erheblich schwächer, als die des Individuums B. dessen Chromidium schon in eine Anzahl sich schwach färbender Partikel zerfallen ist.

In anderen Fällen geht die Auflösung des Chromidiums im Plasma auf andere Weise vor sich. Das Chromidium behält in diesen Fällen lange Zeit seine gewöhnliche netzförmige Struktur bei, nimmt an Umfang zu, so daß es manchmal fast das ganze Plasma ausfüllt und verliert währenddem allmählich an Färbbarkeit, bis wir es schließlich im Tier nicht wiederfinden können (Fig. 36).

Die Prozesse der Kerndegeneration und der Zerfall der Chromidien führen, mögen sie gleichzeitig oder ungleichzeitig verlaufen, immer zu dem Resultat, daß wir Tiere vor uns sehen, die kein geformtes Chromatin mehr enthalten. Fig. 37 stellt ein Pärchen dar, das am Ende des Prozesses angelangt ist und daher ein intensiv gefärbtes Plasma, jedoch keinen Chromatinkörper mehr aufweist. Im Individuum A fehlen die Kerne sowie das Chromidium vollständig. Im Individuum B sind die Kerne durch zwei große Blasen vertreten, die etwas mehr als das sie umgebende Plasma gefärbt sind.

Man hat vollen Grund, anzunehmen, daß bei dem Übertritt fast des ganzen Plasmas des einen Tieres in die Schale des anderen (Textfig. D), auf dem Stadium der gleichmäßigen Verteilung des Chromatins im Plasma, eine Vereinigung der chromatischen Substanzen der beiden Tieren stattfindet.

Den eben genannten Prozeß schlage ich vor als „Chromidiogamie" zu bezeichnen.

Manche Autoren glaubten eine Conjugation vor sich zu haben, wenn sie eine zeitweise Verschmelzung von 2—3 Rhizopoden beobachteten.

Ich bin mir wohl bewußt, daß die Einführung eines neuen Termins in die wissenschaftliche Literatur nur in dem Falle zulässig ist, wenn wir eine wirklich neue Tatsache oder Vorstellung kennzeichnen wollen. Im folgenden will ich darlegen, aus welchen Gründen ich die oben genannte Erscheinung als „Chromidiogamie", aus dem bis jetzt allgemein mit Conjugation bezeichneten Vorgang ausscheiden möchte. Unter der Bezeichnung „Conjugation" wird allgemein ein Vorgang verstanden, als dessen unerläßliche Bedingung die Caryogamie erscheint. Diese Bezeichnung wurde von Bütschli, Maupas und R. Hertwig angewandt, um eine zeitweise Vereinigung zweier (in manchen Ausnahmefällen dreier) Individuen zu kennzeichnen.

Eine Erscheinung ganz anderer Art hat M. Zuelzer (42) unter dem Namen Conjugation bei *Difflugia urceolata* [Cart.] beschrieben. Die Verfasserin hat drei miteinander verschmolzene Difflugien untersucht und abgebildet. In diesen Individuen ist eine Degeneration der Kerne und eine Chromidiumauflösung zu beobachten. „Die

Kerne, schreibt die Verfasserin, zeigen eine auffallend dünne Kernmembran bei Vergleich mit Kernen normaler Difflugien. An einzelnen Stellen der Kernoberfläche scheint die Membran sogar ganz geschwunden. An solchen Stellen bemerkt man deutlich, daß gut gefärbte Binnenkörper aus dem Kerne austreten . . . Die Grundsubstanz der Chromidialsubstanz ist massig und läßt keinerlei feineren Bau erkennen. Durch die Strömung zieht sie sich oft in Fäden und Brücken aus. Dies deutet wieder auf ihre zähflüssige Konsistenz hin . . . Ich vermute vielmehr, daß es sich hier um eine Art Conjugationsvorgang handelt, der auf einen Austausch der Kerne resp. der Chromidialsubstanz abzielt." [1])

Weiter wurde bei *Cyphoderia* von Rhumber (33) ein Vorgang, den er als Conjugation bezeichnet, beschrieben, bei welchem den Kernen überhaupt keine Rolle zukam. Er nahm an, daß im Conjugationsvorgang hier die im Plasma vorhandenen, sich stark färbenden Körnchen tätig sind, die er entweder für die Binnenkörpermassen oder für das aus den Kernen herausgetretene Chromatin ansehen möchte.

Zur Zeit dieser Beobachtungen Rhumbler's existierte noch der Begriff des Chromidiums in der Literatur nicht.

Es ist ersichtlich, daß alle diese Erscheinungen in gleiche Linie zu stellen sind mit jenen, die ich bei der Verschmelzung zweier Arcellen beobachtet und hier beschrieben habe.

Es ist sehr leicht möglich, daß das von den degenerierenden Kernen ins Plasma ausgestoßene Chromatin auf irgend eine Weise an diesem Prozeß teilnimmt, doch ist bei dem Vorhandensein der ungeheuren im Plasma verteilten Chromidiummasse keine Möglichkeit vorhanden, das Schicksal des aus den Kernen ausgestoßenen Chromatins zu verfolgen.

Aus dem Gesagten ist ersichtlich, daß wir auf unseren Beobachtungen fußend nur von der Rolle jenes Chromatins bei dem Prozeß sprechen können, das aus Chromidium bestand.

In allen solchen Fällen (*Difflugia, Cyphoderia, Arcella*) fehlt der Vorgang der Caryogamie bei diesem Prozeß vollständig; daher darf man ihn nicht mit dem Worte Conjugation bezeichnen. Dagegen spielt hier das Chromidium anscheinend die ausschlaggebende bedeutendste Rolle. Die von mir vorgeschlagene Bezeichnung — Chromidiogamie — trägt diesen Tatsachen Rechnung und hebt die Rolle des Chromidiums in diesem Prozesse hervor.

[1]) l. c. S. 258, 259.

Aus den angeführten Beispielen ist deutlich ersichtlich, daß der von mir bei *Arcella* als Chromidiogamie beschriebene Vorgang nicht von mir zum erstenmal beobachtet wurde. Außer an die oben erwähnten Autoren Zuelzer nnd Rhumbler halte ich es für notwendig, hier darau zu erinnern, daß Bütschli (8) im Jahre 1875 dieselbe Erscheinung an der lebenden *Arcella* schon beschrieben hat und sie ebenfalls für eine Conjugation hielt. Jedoch die Vorgänge im Inneren der verschmolzenen Tiere sind ihm unbekannt geblieben.

Schließlich hat Jaworowsky (27) eine ähnliche Erscheinung bei *Difflugia globosa* beschrieben. Zu meinem Bedauern war mir diese Arbeit nicht zugänglich und ich muß mich darauf beschränken sie nach M. Zuelzer (27) zu citieren.

„Jaworowsky beobachtete viele einkernige *Difflugia globosa*, welche sich mit der Schalenöffnnng aneinander legten. Zwischen den Paarlingen fand eine lebhafte Strömung statt. Was für Substanzen die beiden Tiere austauschen, konnte Jaworowsky der undnrchsichtigen Schale wegen, nicht beobachten. Anf Präparaten machte es ihm den Eindruck, als wäre der ganze Weichkörper in lebhafter Umwälzung begriffen. Nach der Conjugation, wie man diesen Vorgang wohl bezeichnen muß, gehen die Tiere auseinander. Die Schalen beider sind gefüllt und weiseu viele kleine Kerne auf. Wie die stets nach der Conjngation anftretende Vielkernigkeit aber zustande kommt, weiß Jaworowsky nicht. Der eine große Kern ist nicht mehr vorhanden. Er zeigte während des ersten Anftretens der kleinen Kerne Degenerationserscheinungeu. Die kleinen, bläschenförmigen Kerne, deren Zahl schwankt, wird in den Weichkörper beider Schalen verstreut. Sie umgeben sich uun jeder mit einer Portion Plasma und die so gebildeten Plasmaportioneu trennen sich schließlich voneinander und schwärmen aus.“ [1])

Nach diesem Zitat zu urteilen enthält die Arbeit von Jaworowsky gar keine Angaben über das Chromidium, was erstaunlich ist, weil R. Hertwig schou im Jahre 1899 [22. Taf. XXXVIII Fig. 4] die Anwesenheit eines Chromidiums bei *Difflugia* uachgewiesen hat. Ihrerseits behauptet M. Zuelzer von dem Vorhandensein eines Chromidiums bei *Difflugia* sich mehrmals beim Studium der hierher gehörigen Präparate überzeugt zu haben.

Ich halte es für notwendig auf *Echinopyxis acculeata* hinzuweisen. In R. Hertwig's (23) Arbeit finden wir eine Zeichnung (Taf. XXXIX Fig. 12), die zwei miteinander zusammenhängende Tiere abbildet.

[1]) l. c. S. 283.

Von den Kernen, die gewöhnlicherweise in der Form einen größeren kompakteren Chromatinmasse vorhanden sind, ist in diesen verschmolzenen Individuen keine Spur zu sehen. Auch das Chromidium, das normalerweise einen ziemlich kompakt aussehenden, mehr oder minder ganzen Ring darstellt, ist hier in Stücke zerfallen. R. Hertwig sagt darüber wörtlich folgendes: „Es war aufgelöst in zahlreiche durch das ganze Protoplasma zerstreute, größere und kleinere, meist etwas verästelte Chromatinstränge. Dazwischen lagen kleine, völlig homogene und farblose Körperchen, welche an Nucleoli erinnerten und vielleicht Reste des aufgelösten Primärkernes waren.“[1]) Der Verfasser gibt diese Zeichnung zur Illustration des Teilungsvorganges bei *Echinopyxis*. Doch, wie bekannt, hat Schaudinn (37) später nachgewiesen, daß die Teilung dieses Tieres auf dem Wege einer Caryokinese vor sich geht, die in allen ihren Erscheinungen derjenigen von *Euglypha* (nach Schewiakoff) ähnlich ist. In bezug aber auf den Teilungsvorgang, wie ihn R. Hertwig im Jahre 1899 beschreibt und später (24) auf Grund von Präparaten seines Schülers Schuster bestätigt findet, sagt Schaudinn: „Die von einem Schüler Hertwig's mit Eisenhämatoxylin gemachte Bestätigung der Befunde seines Lehrers an vielen Stadien ist mir rätselhaft geblieben.“ [2])

Dank der großen Liebenswürdigkeit von Prof. R. Hertwig konnte ich die genannten Präparate durchsehen und fand in ihnen eine Ähnlichkeit mit manchen der von mir bei *Arcella* beobachteten Stadien. Für mich steht es fest, daß wir es hier nicht mit einer Teilung, sondern mit dem Vorgang der Chromidiogamie zu tun haben.

Ich gehe jetzt zu der weiteren Darlegung des Prozesses über. Wie ich schon oben erwähnt habe, haben Bütschli bei *Arcella* und Jaworowsky bei *Difflugia globosa* den Austritt amöboider Körper nach der Chromidiogamie beobachtet. Meine eigene Beobachtungen bestätigen die Angaben dieser Autoren. Schon zu der Zeit, wenn die Tiere sich in Verbindung miteinander befinden, erscheinen in ihrem Plasma Chromatinanhäufungen in Form mehr oder minder kugeliger Klümpchen. Manchmal beginnen diese Chromatinansammlungen, die ja die Anlage der Sekundärkerne darstellen, sich noch vor dem vollständigen Auflösen des ganzen Chromidiums in Plasma zu bilden. In einem solchen Stadium befindet sich das in Fig. 38 abgebildete Pärchen: hier fehlen die Primärkerne vollständig. Das Plasma ist

[1]) l. c. S. 375.
[2]) l. c. S. 555.

ziemlich intensiv gefärbt. Das noch nicht aufgelöste Chromidium hat in seiner größeren Masse verschwommenes Aussehen angenommen und seine normalerweise deutlich sichtbare Netzstruktur ist sehr schwach ausgeprägt. Teilweise in den Chromidiumresten, teilweise aber vollständig frei im Plasma liegen Chromatinansammlungen und um manche von ihnen helle im optischen Schnitt ringförmige Räume. Es sind das die Anlagen von Sekundärkernen. In anderen Fällen finden wir die Anlagen der Sekundärkerne in solchen Pärchen, in welchen gar keine Spuren irgend eines Chromidiums vorzufinden sind. Fig. 39 gibt uns ein Pärchen mit stark gefärbtem Plasma wieder. Degenerierende Primärkerne (*NN*) sind in beiden Individuen deutlich zu erkennen. Im Tier *A* besitzen sie noch die Form zweier stark gefärbter unregelmäßig konturierter Brocken, im Individuum *B* sehen sie nur noch wie zwei große Blasen aus, die kaum etwas dunkler gefärbt sind als das sie umgebende Plasma. Im Plasma liegen vollkommen frei ziemlich viele Sekundärkerne, die sich auf den verschiedensten Stufen ihrer Entwicklung befinden.

In vielen Fällen ist im Plasma der in der Chromidiogamie sich befindenden Arcellen eine ungeheure Menge von lichtbrechenden Körnchen zu sehen, die ich als Reservematerial deute (Fig. 38).

Ich habe schon darauf hingewiesen, daß in manchen Fällen die Sekundärkerne bei der Chromidiogamie sich noch vor der vollständigen Auflösung des ganzen Chromidiums bilden. Ich nehme an, daß jener Chromidiumrest, den wir gleichzeitig mit den sich neubildenden Sekundärkernen im Plasma der verschmolzenen Tiere antreffen, nicht weiter zur Bildung von Sekundärkernen verwandt wird, sondern sich im Reservestoffe umwandelt.

In Fig. 40 ist ein Tier, das eben die Chromidiogamie durchgemacht hat, abgebildet. Hier finden wir fast dasselbe Bild wieder, das wir schon in den beiden Tieren, die sich noch in Verbindung befinden, kennen gelernt hatten.

Wie schon im Anfang dieses Abschnittes gesagt wurde, erzeugen die Tiere, welche eine Chromidiogamie überstanden haben, amöboide Körper. Dieser Erscheinung geht selbstverständlich die Bildung von Sekundärkernen voraus.

Da die Darstellung der Chromidiogamie ausführlich ausgefallen ist, halte ich es für nützlich, zum Schlusse die wichtigsten Punkte nochmals aufzuzählen:

1. Degeneration der Primärkerne.
2. Verteilung des Chromidiums im Plasma.

3. Austausch der chromatischen Substanzen zwischen den zwei in körperlicher Verbindung sich befindenden Individuen.

4. Die Neubildung der Sekundärkerne aus dem im Plasma verteilten Chromidium.

Plasmogamie.

Die Erscheinung der Plasmogamie bei den verschiedensten Rhizopoden wurde schon von vielen Autoren beschrieben. Bei *Arcella* wurde dieser Vorgang sehr eingehend von Elpatiewsky (13) studiert, wobei der Verfasser diesen Vorgang in Beziehung zu der weiteren Bildung amöboider Körper bringen möchte. Ich hatte sehr oft Gelegenheit, die Plasmogamie, sowie an lebenden Tieren, als auch an Präparaten zu studieren. Die Quantität der verschmelzenden Individuen kann nach meinen Beobachtungen sowie nach Beobachtungen vieler Autoren sehr verschieden sein (2—15 und mehr). Diese Vereinigung, bin ich geneigt, in Beziehung zur chemotaktischen Wirkung zu bringen, welche von Nahrungsteilchen auf die Tiere ausgeübt wird. Ich halte diese Anschauung für um so wahrscheinlicher, weil ich sehr oft beobachten konnte, daß inmitten der verschmolzenen Tiere sich Fremdkörper befanden. Jedoch habe ich nie einen Austritt großer Plasmamassen aus den Schalen bei den in Plasmogamie befindlichen Arcellen beobachten können, eine Erscheinung, die Elpatiewsky (13) beschrieben und abgebildet hat (Taf. 22 Fig. 23). Es ist aber möglich, daß in manchen besonderen Fällen, in denen die Tiere mit großen Mengen Nährmaterial (Bakterien) zu tun haben, dieser Plasmaaustritt aus den Schalen vorkommt.

Ich halte es für angebracht, hier auf die bekannten Freßgesellschaften der Actinosphärien hinzuweisen, in denen man Analogon für die Plasmogamie bei den anderen Rhizopoden erblicken kann. Auch habe ich selbst an *Actinophis sol* ähnliche Beobachtungen gesammelt. Hier umschließen die in Plasmogamie verschmolzenen Individuen einen in einer gemeinsamen Nahrungsvacuole enthaltenen Nahrungskörper.

Zu *Arcella* zurückkehrend, muß ich bemerken, daß die Ausscheidung von Gasbläschen [1]) im Plasma, die nach der Plasmogamie öfters beobachtet wurde, kaum in direkten Zusammenhang mit der

[1]) CO_2 nach Bütschli.

BIOLOGICAL RESEARCH

Plasmogamie gebracht werden dürfe. Vielmehr könnte man diese Erscheinung als Folge einer intensiven Nahrungsaufnahme betrachten. Außerdem kann das Auftreten von Gasbläschen im Plasma auch bei Tieren beobachtet werden, die keine Plasmogamie durchgemacht haben.

Elpatiewsky (13) hat die Bildung amöboider Körper unmittelbar nach der Plasmogamie beobachtet und bringt seine Beobachtungen in Parallele mit jenen von Bütschli an der *Arcella*-„Conjugation" gemachten. Wie wir gesehen haben, ist der Prozeß der „Conjugation" = Chromidiogamie ein Prozeß sui generis und kann auf keine Weise in Beziehung zur Plasmogamie gebracht werden. Was die Bildung amöboider Körper unmittelbar nach der Plasmogamie anbelangt, so ist diese von Elpatiewsky beobachtete Erscheinung mir vollkommen rätselhaft. Es ist ja möglich, daß die Tiere alle Vorbereitungen zur Bildung amöboider Körper schon vor der Plasmogamie getroffen hatten.

Gamogomie.

Der Prozeß der Anisogametenbildung ist, nach meiner Ansicht, von Awerinzew (2) und Elpatiewsky (13) vollkommen ausführlich beschrieben und ich kann meinerseits nichts von Bedeutung hinzufügen.

Sekundärkerne und vielkernige Formen.

Arcella vulgaris [Ehrbg.] ist eine Form, die gewöhnlich zwei große Primärkerne aufweist. In manchen Fällen wächst die Zahl der Primärkerne von 2 auf 3, sogar auch 6. Von Elpatiewsky (13) wurde es nachgewiesen, daß die Zahlzunahme der Primärkerne auf die Weise vor sich geht, daß die Teilung der Kerne nicht zu gleicher Zeit eintritt und darauf keine Zweiteilung des Tieres folgt.

Andere Formen von *Arcella*, wie z. B. *A. discoides* werden, wie ich sagen möchte, in zwei Varietäten angetroffen: entweder haben sie die zwei, für die *Arcella*-Gattung typischen großen Primärkerne oder eine große Anzahl kleiner Kerne.[1]) Ob wir es in diesen beiden Fällen mit Primärkernen zu tun haben, erscheint mir fraglich.

[1]) Bei *A. discoides* kann die Zahl der Kerne 53 erreichen (Awerinzew [2])

R. HERTWIG's Untersuchungen haben gezeigt, daß manche der Tiere, die eine große Anzahl kleiner Kerne aufweisen, sich teilen können, wobei die Kerne sich caryokinetisch teilen. R. HERTWIG bezeichnet diese Kerne direkt als Sekundärkerne. Nach seiner Meinung ist hier ein Ersatz der degenerierten Primärkerne durch die aus dem Chromidium neugebildeten Sekundärkerne erfolgt. Ich habe schon oben darauf hingewiesen, nämlich im Absatz dieser Arbeit, der über die Teilung der Sekundärkerne handelt, daß ich die Untersuchungen R. HERTWIG's, die vielkernigen Individuen betreffend, für an *A. discoides* gemacht erachte. Es ist sehr wahrscheinlich, daß bei solchen Formen, wie *A. discoides* ein Ersatz der Primärkerne durch die Sekundärkerne in Erscheinung tritt. Die Frage besteht nur darin, welches das weitere Schicksal dieser vielkernigen Individuen ist. Auf Grund der Beobachtungen AWERINZEW's kann man annehmen, daß sie nach mehr oder minder kurzer Zeit in amöboide Körper zerfallen, deren jeder einen der Mutterkerne enthält. In diesem Falle würde der Prozeß der Bildung der neuen Generation auf dieselbe Weise vor sich gehen, wie wir es bei *A. vulgaris* kennen gelernt haben. Der Unterschied würde nur in einer Verlangsamung dieses Prozesses bestehen: anstatt, daß nach der Degeneration der Primärkerne und der Bildung der Sekundärkerne, diese letzteren unmittelbar zu den Kernen der amöboiden Körper werden, würden sie eine ziemlich lange Zeit im Körper des Muttertieres verbleiben und auf diese Weise zum Entstehen von Individuen führen, die eine große Zahl kleiner Kerne besitzen.

Wenn wir nun die in dieser Arbeit dargelegten Beobachtungen mit denen, welche die Literatur enthält, einer Vergleichung unterziehen, so sind wir imstande, uns den Lebenslauf von *Arcella vulgaris* folgendermassen vorzustellen:

1. Die erwachsene Form, welche gewöhnlich 2 Primärkerne und ein gut entwickeltes Chromidium besitzt, vermehren sich von Zeit zu Zeit auf gewöhnliche Weise durch Zweiteilung.

2. Von Zeit zu Zeit zerfällt das Tier in einzelne Knospen, oder in eine ganze Reihe von Knospen, die durch Wachstum und Ausscheidung einer Schale zur Grundform zurückkehren (Agamogonie).

3. Nach einer ganzen Reihe von Teilungen und Agamogonien tritt eine neue Fortpflanzungsperiode ein — die Gamogonie. Die gebildeten Anisogameten copulieren. Die Copula kehrt durch Wachstum und Schalenbildung wieder zur Grundform zurück.

4. Im Herbst tritt die Periode des zweiten geschlechtlichen Prozesses der Chromidiogamie ein; als Resultat des Prozesses tritt wieder die Agamogonie auf.

Auf diese Weise haben wir hier einen ziemlich seltenen Fall des Vorhandenseins zweier Geschlechtsprozesse im Lebenscyclus eines Tieres vor uns.

Zwei Arten geschlechtlicher Prozesse wurden bis jetzt sehr selten beobachtet und ausschließlich bei parasitischen Formen.[1])

Weiter können wir auf Grund der in dieser Arbeit ausgesprochenen Gedanken annehmen, daß auch bei manchen anderen *Rhizopoda thalamophora* zwei geschlechtliche Prozesse, wie bei *Arcella vulgaris* [Ehrbg.], nachgewiesen werden können. Nämlich es existiert bei *Difflugia urceolata* unzweifelhaft die Chromidiogamie (Conjugation — Zuelzer), und die Copulation der erwachsenen Formen ist auch bekannt (M. Zuelzer); bei *Echinopyxis aculeata* hat Schaudinn (37) die Copulation der Individuen der Generation von kleinen Tieren beobachtet; andererseits ist aus der Zeichnung R. Hertwig's (Taf. XXXIX Fig. 12) und den Präparaten Schuster's der Prozeß der Chromidiogamie bei diesem Tiere erwiesen.

Auf diese Weise haben wir im Lebenscyclus dieser Tiere eine komplizierte Aufeinanderfolge von Generationen.

Dieser Cyclus wird noch dadurch verwickelter, daß manchmal, aus welchen Ursachen ist vollständig unbekannt, die Tiere sich encystieren; auf Grund der Angaben R. Hertwig's und Martini's (29) geht in den Cysten von *Arcella* wiederum eine Degeneration der Primärkerne und möglicherweise eine Bildung der Sekundärkerne vor sich.

Alle diesbezüglichen, bisher bei *Arcella vulgaris* beobachteten

---

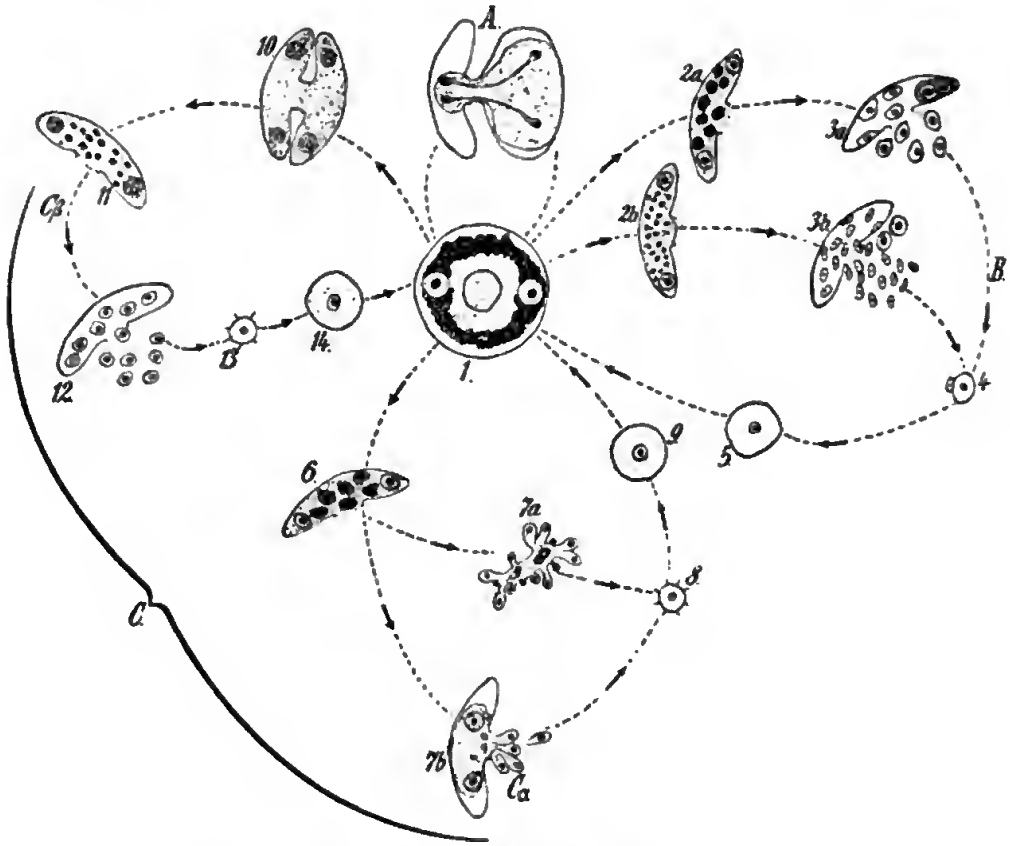
[1]) So ist diese Tatsache für *Bodo lacertae* (Prowazek) und für *Haemoproteus noctuae* (Schaudinn) bekannt.

Im ersten Falle (*Bodo lacertae*) haben wir 1. als normale Erscheinung die Autogamie des encystierten Tieres und 2. eine viel seltener vorkommende Copulation ungleich großer Individuen mit nachfolgender Encystierung und mit dem Zerfall der Copula in 2—16 Flagellaten vor uns.

Im zweiten Falle (*Haemoproteus noctuae*) erscheint als normaler Prozeß die Copulation der Anisogameten, der zweite geschlechtliche Prozeß tritt uns in Form einer Autogamie im weiblichen Individuum, das sich nachher entweder in ein indifferentes oder ein männliches Individuum umwandelt, entgegen.

Es ist wahr, wir haben es in diesen beiden Fällen mit Autogamie zu tun, doch hat dieser Prozeß, seit den Untersuchungen R. Hertwig's an *Actinosphaerium* und jenen von F. Schaudinn an *Entamoeba coli*, unter den geschlechtlichen Prozessen alle Bürgerrechte erworben.

Tatsachen habe ich in dem folgenden Schema übersichtlich darzustellen versucht.



Textfig. E.

A. Das erwachsene Tier (1) vermehrt sich durch Zweiteilung. — *B.* Die geschlechtliche Fortpflanzung beginnt mit der Bildung in verschiedenen Individuen verschieden großer Sekundärkerne (2a, 2b), worauf die Bildung von Macro- und Microgameten erfolgt (3a, 3b); diese copulieren (4); die Copula wächst an, scheidet eine Schale aus (5); der Kern teilt sich und wir haben das erwachsene Individuum (1) vor uns. — *C.* Die Agamogonie kann zwei Wege einschlagen: — *Cα.* Im Sommer entstehen im Chromidium Sekundärkerne (6) und es folgt darauf entweder der Austritt des ganzen Plasmakörpers (7a) oder einzelner junger Amöben (7b) aus der Schale. Der eine wie der andere Vorgang führen zur Entstehung *Nuclearia*-ähnlicher Individuen (8), die durch spätere Schalenausscheidung (9) und Kernteilung zur typischen *Arcella* werden (1). — *Cβ.* Im Herbst geht der Bildung der Agameten die Chromidiogamie (10) voraus, worauf Sekundärkerne entstehen (11). Die *Nuclearia*-ähnlichen Tiere (12) verlassen die Schale und s. w. (13, 14) bis zur *Arcella* (1).

Wenn wir jetzt zur Rolle, welche die Primärkerne und das Chromidium im Leben von *Arcella* spielen, übergehen, sehen wir, daß bei der Zweiteilung die Kerne eine Caryokinese durchmachen,

das Chromidinm verteilt sich gleichmäßig im Plasma und wird dadurch jedem der neu entstehenden Individuen in gleicher Quantität zngeteilt.

Am Prozeß der Aneignung und Verdaunng der Nährstoffe nimmt das Chromidinm lebhaften Anteil (R. Hertwig [25] und Elpatiewsky [13]). Weiter kann das Chromatin des Chromidiums auch in Reservestoffe umgewandelt werden (auch Elpatiewsky [13]; Zuelzer [42] bei *Difflugia*). Auf diese Weise erscheinen die trophischen Funktionen des Chromidiums als festgelegt.

Andererseits entstehen auch die Kerne der Anisogameten aus dem Chromidium. Das spricht, nach der Meinnng der Anhänger der Schaudinn-Goldschmidt'schen Lehre von der Doppelnatur des Chromatins, für eine propagatorische Bedeutung des Chromidiums.

Ich halte es für notwendig, darauf aufmerksam zu machen, daß bei der Erzeugung der Gameten für die Bildung von Sekundärkernen das ganze Chromidium aufgebraucht wird. Das würde für die Abwesenheit vom trophischen Chromatin im Chromidien sprechen.

Aus den Chromidien entstehen auch die Seknndärkerne der Agameten, was wiederum ein Zeichen ist, daß die beiden in Frage stehenden chromatischen Substanzen im Chromidium gleichzeitig enthalten sind.

Bei der Chromidiogamie, die, meiner Meinung nach, der Conjugation der Infusorien gleichgestellt werden kann, beschränkt sich die Rolle der Primärkerne auf dieselben Funktionen, welche dem Macronuclens zukommen, das Chromidium tritt aber in Funktion, analog dem Micronncleus. Wiedernm eine Erscheinung, die scheinbar zugunsten der Schaudinn-Goldschmidt'schen Anschauung spricht.

Wie wäre sodann solch ein Chromidinm zu klassifizieren?

R. Goldschmidt (17) schlägt vor, die folgenden 3 Chromidiumarten zu nnterscheiden:

„Chromidien im weiteren Sinne, ganz allgemein, wenn uns ihr Schicksal unbekannt ist.

Chromidien im engeren Sinne, wenn die betreffenden Substanzen für irgendwelche normale oder pathologische, formative oder funktionelle Leistungen verbraucht werden.

Sporetien, wenn die betreffenden Substanzen dazu dienen, zur Bildung von Gametenkernen verbraucht zu werden." [1])

Es ist ersichtlich, daß die Chromidien in der Form, in welcher wir sie bei *Arcella*, *Difflugia* und *Echinopyxis* antreffen, gleichzeitig

[1]) l. c. S. 130.

unter die beiden letzteren Definitionen passen. Sie erscheinen gleichzeitig als „Chromidien im engeren Sinne", indem sie bestimmte, die Verdauung betreffende Funktionen in der Zelle ausüben und als „Sporetien", indem sie Chromatin für die Geschlechtskerne liefern. Auf diese Weise ist es ersichtlich, daß für die angeführten Thalamophoren eine Einteilung des Chromatins in Idio- und Trophochromatin nicht durchgeführt werden kann.

Zum Schluß möchte ich einige Betrachtungen über die Natur des Chromidiums und die Bedeutung der Chromidiogamie anknüpfen.

Wir müssen anerkennen, daß die Kernsubstanz der Zelle in ihrer primitivsten Form als Chromidium (Chromidialnetz) in Erscheinung tritt.

Unter den tierischen Lebewesen sind uns wirkliche Moneren bis jetzt noch unbekannt. Doch weist die Welt der pflanzlichen Organismen solche Körper auf — das sind die Bakterien. Der innere Bau der Bakterien, wie es Bütschli und nach ihm andere Untersucher gezeigt haben, erscheint uns in Form eines mehr oder minder regelmäßig vacuolisierten Plasmas, das in zwei scharfgesonderte Lagen, Ecto- und Entoplasma zerfällt. Das Entoplasma besteht aus kleineren und weniger regelmäßig angeordneten Waben, die in ihren Knotenpunkten kleine Chromatinkörnchen enthalten. Während des vegetativen Lebens der Bacterien werden in ihnen keine geformten Chromatinanhäufungen beobachtet. Somit sehen wir bei diesen niedersten pflanzlichen Lebewesen das ganze Chromatin in Form eines Chromidialnetzes in der Zelle verteilt, worauf seinerseits schon R. Hertwig und Schaudinn[1]) hingewiesen haben.

Schaudinn hat an *Bacterium bütschlii* den Geschlechtsprozeß studiert. Es hat sich dabei erwiesen, daß der ganze Vorgang in einer Autogamie der Chromidien (Chromidiogamie!) besteht.

Bei tierischen Organismen finden wir schon auf den tiefsten Stufen eine Herausdifferenzierung eines oder mehrerer Kerne aus dem Chromidialnetz. Die Untersuchungen von Rhizopoda Thalamophora zeigen uns das Chromidium in gleichzeitiger Existenz mit den Kernen während des ganzen vegetativen Lebens des Tieres.

Während die Chromidien dieser Tiergruppe sowohl die Funktionen der Ernährung als auch der Fortpflanzung ausüben, indem sie

[1]) Schaudinn, F.: Beiträge zur Kenntnis der Bacterien und verwandter Organismen. Arch. f. Protistenk. Bd. 1 1902.

dnrch die Bildung der Sekundärkerne der Agameten und Gameten hierbei die Hanptrolle spielen, nehmen die Primärkerne scheinbar nnr an der Zweiteilung des Tieres teil. Bei dem Vermehrungsprozeß aber spielen sie nicht nur keine Rolle, sondern degenerieren in den meisten Fällen oder werden aus der Zelle, als bei dem Prozeß nnnötige Elemente, eliminiert.

Gleichzeitig finden wir bei diesen Organismen zwei Formen des geschlechtlichen Prozesses: einerseits die Chromidiogamie, mit Primärkerndegeneration; andererseits die Copulation der Gameten mit Caryogamie der Seknndärkerne, die aus den Chromidien hervorgegangen sind. Die Primärkerne degenerieren auch in diesem zweiten Falle, oder aber sie werden eliminiert.

Die weitere Differenzierungsstufe im Chromidiumkernapparat finden wir in solchen Formen, wie *Polystomella*. Bei ihnen degenerieren lange noch vor der Bildung der Gameten die Kerne und es werden Chromidien gebildet, aus welchen die generativen Kerne entstehen.

Eine weitere Stnfe im Sinne der Entwicklnng der Kernfunktionen finden wir in Formen, wie z. B. von R. Goldschmidt als *Mastigella vitrea* nnd *Mastigina setosa* beschrieben. Hier werden während des ganzen vegetativen Lebenslaufes nur die Kerne beobachtet nnd es fehlen jegliche Spnren eines Chromidiums. Doch treten zur Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung die Chromatinmassen ans den Kernen ins Plasma aus d. h. nehmen den Charakter des Chromidiums — „eines Sporetinms“ — an. Aus diesem entstehen die Seknndärkerne der Anisogameten.

Hierher kann man anch *Entamoeba coli* rechnen, bei welcher, nach Schaudinn eine Autogamie mit Caryogamie der aus dem Chromidium entstandenen Sekundärkerne auftritt; die Primärkerne degenerieren hierbei.

In allen genannten Fällen nehmen an den Geschlechtsprozessen nur die Chromidien oder ihre Derivate — die Sekundärkerne teil.

Endlich kennen wir Formen, bei denen die Geschlechtskerne anf dem Wege einer Reihe mitotischer Teilungen des Mutterkernes entstehen. Als solche führe ich *Trichosphaerium sieboldi* und *Coccidium schubergi* (Schaudinn) an.

Somit haben wir die Möglichkeit, in der allmählichen Differenzierung des Chromidiumkernapparates sowie in Zusammenhang damit in der Kompliziernng des Geschlechtsprozesses die folgenden Stadien zn nnterscheiden.

Chromidien immer vorhanden.	Primärkerne fehlen.	Sekundärkerne nur bei Sporenbildung.	Chromidiogamie (Antogamie).	Bacterien.
Chromidien immer vorhanden.	Primärkerne degenerieren.	Sekundärkerne entstehen aus Chromidien.	Chromidiogamie.	Gewisse Monothalamien (*Arcella, Difflugia, Echinopyxis*).
Chromidien immer vorhanden.	Primärkerne degenerieren	Sekundärkerne entstehen aus Chromidien.	Copulation der Gameten.	Dieselben Monothalamien.
Chromidien werden lange Zeit vor dem Geschlechtsprozeß gebildet.	Primärkerne degenerieren.	Sekundärkerne entstehen aus Chromidien.	Copulation der Gameten.	*Polystomella crispa.*
Chromidien werden nur zur Zeit des Geschlechtsprozesses gebildet.	Primärkerne degenerieren.	Sekundärkerne entstehen aus Chromidien.	Copulation der Gameten.	*Mastigella vitrea, Mastigina setosa.*
Chromidien fehlen.	Primärkerne teilen sich.	Sekundärkerne entstehen durch Teilung des primären Kernes.	Copulation der Gameten.	*Trichosphaerium sieboldi, Coccidium schubergi.*

Aus allen angestellten Betrachtungen glaube ich die folgenden Schlüsse ziehen zu dürfen:

Das Chromidium erscheint als die primitivste Form, in der die chromatische Substanz im Plasma auftritt. Auf dieser Stufe ist der Geschlechtsprozeß durch die Chromidiogamie vertreten.

Hand in Hand mit der Differenzierung der Kerne aus den Chromidien geht auch die Komplizierung des geschlechtlichen Prozesses vor sich, die in der Copulation seinen Ausdruck findet. Gleichzeitig verlieren die Chromidien ihre Bedeutung, indem sie anfangs nur zeitweise in der Zelle fehlen und später, in der aufsteigenden Tierreihe vollständig verschwinden.

An dieser Stelle möchte ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimen Hofrat Professor Dr. Richard Hertwig für seine liebenswürdige Anleitung meinen tiefempfundenen Dank ausdrücken.

München, Dezember 1907.

Literaturverzeichnis.

1) Awerinzew, S.: Über die Teilung bei Amoeba proteus. Zool. Anz. Bd. 27. 1904.
2) —: Die Süßwasserrhizopoden. Trav. d. l. Soc. Imper. natur. St. Petersbourg Bd. 34. 1906.
3) —: Die Struktur und die chemische Zusammensetzung der Gehäuse bei den Süßwasserrhizopoden. Arch. f. Protistenk. Bd. 8. 1906.
4) Blanc, H.: Les Difflugies de la Faune profonde du lac Léman. Récueil. inaug. d. l'Université Lausanne. 1892.
5) Blochmann, F.: Zur Kenntnis der Fortpflanzung von Euglypha alveolata. Morphol. Jahrb. Bd. 13. 1887.
6) Buck, H.: Einige Rhizopodenstudien. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 30. 1877.
7) Bütschli, O. (Bronn): Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Protozoen. 2. Aufl. 1880—1882.
8) —: Zur Kenntnis der Fortpflanzung bei Arcella vulgaris Ehrbg. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11. 1875.
9) Cattaneo, G.: Intorno all' ontogenesi dell' Arcella vulgaris. Atti del. Societ. Ital. del. scienze naturali. Bd. 21. 1878.
10) Claparède et Lachmann: Etudes sur le infusoires et les rhizopodes. (Extrait des mémoires de l'institut Genevois. T. V, VI.) Bd. 1. 1858—1859.
11) Dangeard: Contribution à l'étude des Diplosoaires. C. R. d. Soc. d. l'Acad. d. Sciences Paris. Bd. 135. 1903.

12) Doflein, F.: Fortpflanzungserscheinungen bei Amöben und verwandten Organismen. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München. 1907.
13) Elpatiewsky, W.: Znr Fortpflanzung von Arcella vulgaris Ehrbg. Arch. f. Protistenk. Bd. 10. 1908.
14) Engelmann, Th.: Über Gasentwicklung im Protoplasma lebender Protozoen. Zool. Anz. Bd. 1. 1878.
15) Entz, G.: Znr Gasentwicklung im Protoplasma lehender Protozoen. Zool. Anz. Bd. 1. 1878.
16) Goldschmidt, R.: Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 5. 1905.
17) —: Lebensgeschichte der Mastigamöben. Arch. f. Protistenk. Snppl. I. 1907.
18) Goldschmidt, R. u. Popoff, M.: Die Caryokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protistenk. Bd. 8. 1907.
19) Greef, R.: Über Radiolarien und radiolarienartige Rhizopoden des süßen Wassers. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11. 1875.
20) Grubea, A.: Eine Mitteilung über Kernvermehrung und Schwärmerbildung bei Süßwasserrhizopoden. Ber. d. naturf. Ges. zu Freihurg Bd. 6. 1892.
21) Heatwig, R.: Studien über Rhizopoden. Jen. Zeitschr. Bd. 11. 1878.
22) —: Über Kernteilung, Richtungskörperhildung und Befruchtung von Actinosphaerium eichhorni. Ahh. bayr. Akad. d. Wiss. Bd. 19. 1898.
23) —: Über Encystierung und Kernvermehrung bei Arcella vulgaris. Festschr. zum 70. Gehurtstage von C. v. Kupffer. Jena. 1899.
24) —: Die Protozoen nnd die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. Bd. 1. 1902.
25) —: Über den Chromidialapparat und den Dnalismus der Kernsubstanzen. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München. 1907.
26) Hertwig u. Lesser: Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 10 (Suppl.). 1874.
27) Jaworowsky, A.: Przyzynen do znaimosci Rosmnazænia Roznozek sladkowodnych. Kosmos Bd. 5. 1901 (nach Zuelzer).
28) Leidy, J.: Freshwater Rhizopodes of North America. Report of the United states Geological Surwey Bd. 12. 1879.
29) Martini, E.: Beohachtungeu an Arcella vulgaris. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 79. 1905.
30) Mesnil, F.: Chromidies et qnestions connexes. Bnll. de l'Inst. Pasteur Bd. 3. 1905.
31) Pénard, Eu.: Etudes sur les Rhizopodes d'eau douce. Mém. d. l. Soc. d. Phisique e. d'Histoire natnr. d. Genève Bd. 31. 1890.
32) Prandtl, H.: Der Entwicklungskreis von Allogromia sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 9. 1907.
33) Rhumbler, L.: Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61. 1896.
34) Schaudinn, F.: Untersuchungen an Foraminiferen. I. Calcituba polymorpha Rob. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 59. 1895.
35) —: Über die Teilung von Amoeba hinucleata Grubeb. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin Nr. 6. 1895.
36) —: Über Plastogamie hei Foraminifera. Ibid.
37) —: Untersuchungen über die Fortpflanznng einiger Rhizopoden. Arh. a. d. kais. Gesundheitsamte. Bd. 19. 1903.
38) Schewiakoff: Über die karyokinetische Kernteilung der Euglypha alveolata. Morph. Jahrb. Bd. 13. 1888.

39) Schulze, F. E.: Rhizopodenstudien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11. 1875.
40) Vahlkampf, E.: Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax. Arch. f. Protistenk. Bd. 5. 1905.
41) Winter, F.: Zur Kenntnis der Thalamophoren. Arch. f. Protistenk. Bd. 10 Heft 1. 1907.
42) Zuelzer, M.: Beiträge zur Kenntnis von Difflugia urceolata Carter. Arch. f. Protistenk. Bd. 4. 1904.

Tafelerklärung.

Die Abbildungen sind mit Abbe'schen Zeichnenapparat bei normaler Tubuslänge auf der Höhe des Mikroskoptisches gezeichnet.

Tafel XIV.

Fig. 1—4. Austritt amöboider Körper aus der *Arcella*-Schale; einer der ausgetretenen Körper teilt sich sofort in zwei. × 440.

Fig. 5. Pseudoplasmodium, das in Knospen zerfällt. × 990.

Fig. 6. *Nuclearia*-ähnliches Stadium. × 990.

Fig. 7. Dasselbe Tier in Profilansicht. × 990.

Fig. 8. Eine *Nuclearia*-ähnliche junge *Arcella*, die eine schleimige Hülle ausgeschieden hat. × 990.

Fig. 9. Junge einkernige *Arcella* mit unstrukturierter Schale — *Pseudochlamis*-Stadium. × 990.

Tafel XV.

Fig. 10—15. Caryokinese des Primärkernes. × 2250.

Fig. 16. Bildung der Sekundärkerne. × 750.

Fig. 17. Derselbe Vorgang. Zwei Knospen sind schon vollständig ausgebildet. × 750.

Fig. 18. Derselbe Vorgang. × 750.

Fig. 19 a. Eine Knospe mit dem sich differenzierenden Kern. × 750.

Fig. 19 b. Der Kern derselben Knospe. × 2250.

Fig. 20. Austritt des ganzen Schaleninhaltes, der eine Anzahl auf verschiedenen Stadien der Entwicklung befindliche Sekundärkerne enthält. × 750.

Fig. 21. Austritt eines Teiles des Plasmas aus der Schale; es enthält eine Menge Chromidiumbrocken und einen großen Sekundärkern. × 750.

Fig. 22. Austritt eines Teiles des Plasmas, das einen großen Sekundärkern und eine Anzahl kleiner, die auf den verschiedenen Entwicklungsstadien sich befinden, enthält. × 750.

Fig. 23. Pseudoplasmodium, das in verschieden große Knospen zerfällt. × 750.

Fig. 24. Dasselbe. Der Prozeß ist weiter fortgeschritten. × 750.

Fig. 25. Dasselbe. Im Mutterplasmarest Chromidium- und Primärkernreste. × 1000.

Fig. 26. Caryokinese eines Sekundärkernes. × 2250.

Fig. 27—30. Knospen mit verschiedener Zahl von Kernen und Chromidiumbrocken. × 750.

Tafel XVI.

Fig. 31. Einkernige Knospe mit Chromidiumbrocken. Ein großer Brocken wird aus dem Plasma eliminiert. × 750.

Fig. 32. Knospen mit verschiedener Kernzahl: *a* mit 4, *b* mit 3, *c* mit 2 und *d* mit 1. × 750.

Fig. 33—39. Chromidiogamie. × 750.

Fig. 40. Ein Individuum nach der Chromidiogamie. × 750.

Fig. 41. *Nuclearia*-ähnliches Stadium mit einem Kern. Im Plasma ein Chromidiumrest und Reservematerialkörnchen. × 750.

Fig. 32. Junge *Arcella—Pseudochlamis*-Stadium. *va* Nahrungsvacuole. × 750.

Fig. 43. Ventralansicht der strukturlosen Schale. × 750.

Fig. 44. Dieselbe in Profilansicht. × 750.

Fig. 45. Junge zweikernige *Arcella* mit schwach entwickeltem Chromidium. × 750.

Fig. 46—48. Primärkerndegeneration. × 750.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Conjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien.

Zweite Abhandlung:

Wiederconjugante und Hemisexe bei *Chilodon*.

Von

Paolo Enriques (Bologna).

(Hierzu Taf. XVII u. XVIII und 6 Textfiguren.)

Inhalt.

Seite

I. Einleitung 214
II. Methoden 215
III. Systematische Bemerkungen an *Chilodon uncinatus* 217
IV. Cytologische Untersuchungen über die Conjugation 217
1. Vereinigung der Gameten und ihre Lage 217
2. Erste Maturationsteilung 220
3. Zweite Maturationsteilung 224
4. Dritte Teilung 225
5. Die Wiederherstellung der normalen Verhältnisse in den Exconjuganten 227
6. Wiederconjugationen 231
7. Der Mund-Schlund-Ösophagusapparat während der Conjugation . 234
V. Biometrisches Studium der Conjugation 236
1. Frequenzkurven der Gametenlänge 236
2. Frequenzkurven der Nichtconjuganten 240
3. Verkürzung der linken Gameten 243
4. Größe des Macronucleus 246
5. Wiederconjugationen, statistisch betrachtet 247

[1]) Die erste Abhandlung ist in diesem Archiv mit dem Titel: „La coniugazione e il differenziamento sessuale degli Infusori“ erschienen.

Seite
6. Homogamische Correlation 248
a) Methoden 248
b) Anwendungen und Resultate 251
VI. Hemisexe und ihre phylogenetische Bedeutung 255
VII. Erörterung einiger neuen Arbeiten 263
VIII. Schluß 270
IX. Anhang. Über *Colpoda*-Arten 272
X. Literaturverzeichnis 272
XI. Tafelerklärung 274
Druckfehler-Berichtigung (die erste Abhandlung betreffend) 276

I. Einleitung.

In meiner ersten Abhandlung über die Conjugation der Infusorien, habe ich gezeigt, daß die Macrogameten bei *Opercularia coarctata* von den gewöhnlichen Individuen physiologisch trotz der Unmöglichkeit einer morphologischen Unterscheidung verschieden sind. Es gibt eine Teilung (sexuelle Teilung), durch welche von einem neutralen (conjugationsunfähigen) Individuum zwei Individuen entstehen, die männlich und weiblich differenziert sind. Diese Beobachtungen haben die Frage aufgeworfen, ob die Infusorien mit doppelter, gekreuzter Befruchtung wirklich gleichwertige, sexuell undifferenzierte Gameten besitzen. Kein wirklicher Grund liegt vor, diese verbreitete Annahme als richtig zu behaupten, und die Tatsache ist nicht selbstverständlich. besonders da wir wissen, wie sehr verschieden bei Vorticelliden Individuen sein können, was die Conjugation betrifft, trotz der scheinbaren Gleichheit. Die Vermutung einer sexuellen Differenzierung, auch bei anderen Ciliaten, konnte desto mehr entstehen als bei einigen Arten — z. B. bei *Chilodon uncinatus* — die vereinigten Gameten ziemlich verschieden zu sein scheinen.

So habe ich Untersuchungen in diesem Sinne gemacht, besonders mit den biometrischen Methoden; ich habe dabei erkannt, daß entgegen dem ersten Schein, die Gameten einer einzigen Kategorie angehören; die cytologische Beobachtung hat konstante Verschiedenheiten zwischen rechten und linken Gameten klar gemacht, was die Struktur und die physiologischen Vorgänge betrifft; es gibt so eine Art Infusorien, bei welcher eine Differenzierung existiert, die einer sexuellen prinzi-

piell gleich ist, die aber **als Wirkung** der Begattung nicht **vor** der Begattung entsteht.

Ich habe die Conjugation bei allen Phasen der Epidemie studiert, und dabei beobachtet, daß in den letzten Tagen oft zwei Exconjuganten, oder ein solcher und ein gewöhnliches Individuum, wieder zur Conjugation gelangen. In dieser Weise hat die experimentelle Untersuchung, mit welcher ich Conjugationen produzieren konnte, mit Individuen, die nur wenige Generationen vorher schon conjugant waren, hier ihre beste Bestätigung gefunden; liegt doch hier der Fall vor, daß einige Exconjuganten ohne eine einzige Teilung wieder in Conjugation eingetreten sind. Ich freue mich, daß dieses Ergebnis durch rein morphologischen Beobachtungen erhalten ist, so daß die Figuren seine Genauigkeit bezeugen können.

Wir befinden uns so wieder in vollkommenem Gegensatz zu den herrschenden Begriffen; keine sexuelle Maturation ist mehr verständlich, bei welcher viele asexuelle Generationen nötig sind; es war dies eine schöne Theorie, die aber durch eine ernste Kritik und genaue Beobachtungen ganz zerstört wird.

Was die allgemeinen Ideen betrifft, so habe ich seit der ersten Abhandlung nichts zu verändern; ich habe auch hier den einzelnen Tatsachen etwas synthetischen Charakter hinzugefügt, besonders in Beziehung auf den phylogenetischen Ursprung der Sexualität. Einige gleichzeitig mit meiner ersten Abhandlung oder nachher veröffentlichte Arbeiten habe ich hier diskutiert, auch wenn sie nicht genau die Tatsachen betreffen, die hier beschrieben sind: ich habe tatsächlich keine neue Untersuchung gemacht in bezug auf die sogenannte senile Degeneration; es war aber nötig von meiner Seite zu zeigen, daß die neuerdings veröffentlichten Arbeiten kein Wort mehr in diesem Sinne sprechen, wie dies bei den älteren der Fall war.

II. Methoden.

Für das cytologische und biometrische Studium waren meine Kulturen in Petri's Schalen angestellt, die ein oder mehrere Deckgläser auf dem Boden enthielten, je im Verhältnis zu der Größe der Schale. Die ganze Untersuchung ist mit Individuen gemacht, die aus einem einzigen isolierten entstanden. In diesen Schalen befinden sich, wenn die Bacterien nicht zu viel entwickelt und die am Boden

stehenden Gläser nicht zu schmutzig sind, die meisten Chilodonen gerade am Boden, und nur wenige an der Oberfläche der Flüssigkeit. Nun besitzen die *Chilodon*-Arten eine Eigentümlichkeit, die den früheren Beobachtern gut bekannt ist, und die oft beklagt wurde: sie bleiben an den Gläsern hängen, und die Paare können zum Präparieren und Durchmustern schwer isoliert werden; da bei meinen Kulturen, mit den Deckgläsern am Boden, die Chilodonen, wenn sich die Epidemie entwickelt hat, auf denselben festhaften, so ist es sehr leicht die Infusorien zu präparieren; ich nehme die Deckgläser aus den Schalen mit einer Pinzette heraus, und bringe sie direkt in konzentrierte Sublimatlösung (die Lösung auf 70—80° erwärmt). Ich kann nachher die Deckgläser waschen und färben, als wenn es sich um stark anhängende Schnitte handelte; die besondere Eigentümlichkeit des *Chilodon* ist daher technisch sehr bequem. In dieser Weise sind auf den Deckgläsern viele Individuen vereinigt, die für metrische Untersuchungen sehr geeignet sind, da sie alle in derselben Richtung orientiert sind, nämlich mit der ventralen Seite gegen das Glas. Die Deckgläser werden nachher auf Objektträger gebracht, mit zwei zwischenliegenden Haaren, so daß die Chilodonen nicht gedrückt werden, und da sie oben liegen, die stärkste Vergrößerung benutzt werden kann. Als Färbstoffe habe ich besonders Eisenhämatoxylin benutzt, nach welchem oft Fuchsin hinzugefügt wurde. So färbt sich der Micronucleus intensiv und differenziert sich rotgefärbt in einigen besonderen Stadien.

Ich habe die Messungen mit KORISTKA's semiapocr. Objectiv und 8c Ocular gemacht (1200fache Vergrößerung). Ich habe nicht die Werte in Micron reduziert, sondern die Zahlen des micrometrischen Oculars behalten. Leider ist die studierte Art klein, so daß die direkt aus den Messungen erhaltenen Werte nur wenige Klassen liefern, die direkt für die Frequenzkurven benutzt werden müssen. Eine Reduction in Micron würde nicht gestatten ganze Zahlen zu benutzen. So genügt es nur einmal zu sagen, daß eine Unität in meinen Tabellen einem Wert von 1,31 Micron entspricht.

Zum Schluß eine Anweisung die Figuren betreffend: die Chilodonen sind von der ventralen Seite gesehen und gezeichnet, was rechts in den Figuren ist, liegt tatsächlich links und umgekehrt, so wie ein auf dem Rücken liegender Mensch die rechte Hand links des Beobachters hat. Wenn ich also von einem rechten Gameten spreche, so ist es das Individuum, das in der Figur links liegt.

III. Systematische Bemerkungen über *Chilodon uncinatus.*

Da ich jetzt diese Art besonders durchstudiere, so ist es nötig, zuerst die Frage ihrer vermuteten Identität mit *C. cucullulus* in Betracht zu ziehen, die auch von Schewiakoff in seiner wichtigen Monographie der Aspirotrichen behauptet worden ist.

Die Ehrenberg'sche Art, *C. uncinatus* ist nicht als solche von Stein anerkannt, und Gruber hat die neue Art *C. curvidentis* aufgestellt, wegen eines wichtigen Charakters, den aber ebenso auch *C. uncinatus* besitzt; die alte Beschreibung von *C. dentatus*, die Frommental gegeben hat, kann auch natürlich keine sicheren Verschiedenheiten zwischen dieser Art und *uncinatus* klar machen, indem der wichtigste Charakter der Art immer derselbe ist, für welchen Ehrenberg seine neue Art *uncinatus* gemacht hat. Mit vollem Recht spricht Maupas (83 und folg.) wider die Synonimie zwischen *C. cucullulus* und *uncinatus*, auf Grund der speziellen Struktur des Schlundapparates und der Größe der Gameten aus. Ich habe nun eine Art kultiviert, die aus einem isolierten Individuum herstammt, und die vollständig der Art *C. uncinatus* Ehr. entspricht. Die Züchtungsmethode gibt oft in der Systematik entscheidende Ergebnisse, wie ich schon in einer Note über *Colpoda*-Arten bewiesen habe, und es ist ja jetzt möglich zu sagen, daß von einer *C. uncinatus* niemals ein *C. cucullulus* entstehen kann; beide Arten sind getrennt, und kein Grund liegt mehr vor, sie zu vereinigen. Ich kann hier vollständig Maupas' Ergebnis bestätigen. Auf der anderen Seite ist es nicht möglich zu verstehen, wie *C. dentatus* und *curvidentis* von *uncinatus* verschieden sein kann; ich glaube wirklich, daß Schewiakoff die gewöhnliche, überall verbreitete Art *C. uncinatus* beobachtet hat, er hat aber der herrschenden Vermutung ihrer Identität mit *cucullulus* ohne weiteres zugestimmt.

IV. Cytologische Untersuchungen über die Conjugation.

1. Vereinigung der Gameten und ihre Lage.

Mit der größten Sorgfalt habe ich die Art und Weise der Gametenvereinigung beobachtet. Das ist, wie wir es später sehen werden, biometrisch und biologisch wichtig. Fig. 1 zeigt ein Paar

Digitized by Google

bald nach der Vereinigung, bei welcher die Micronncleen in ihrer Form noch nicht modifiziert sind. Der Macronucleus liegt jetzt etwas mehr in der Mitte der Infusorien.

Wir können bald eine wesentliche Asymmetrie beobachten; sie war nicht klar gemacht worden bei den über diese Art kurz mitgeteilten Untersuchungen des französischen Forschers MAUPAS, der glaubte, daß beide Gameten ihre Ventralseiten in entgegengesetzten Richtungen orientiert hätten; er sagt nämlich, daß der eine die Dorsalseite nach oben gerichtet hat, der andere die Ventralseite. Ich kann aber mit voller Sicherheit diese Vermutung als nicht richtig hinstellen. Bei langsamer Fokettierung kann man leicht erkennen, daß die lokomotorischen Cilien immer gegen das Deckglas — also nach oben — gerichtet sind (nur in den letzten Stadien etwas anders, wie wir es sehen werden). Beide Gameten sind in meinen Präparaten von der Ventralseite gesehen; sonst ist auch die Organellanordnung eine solche, daß sie nur mit einer gleichen Orientierung übereinstimmen kann. Nur ist der Mund mit dem ihm zugehörigen Apparat ungleich angeordnet. Ein wichtiger Wechsel seiner Lage entsteht nämlich, genau wenn sich die Gameten suchen und vereinigen. Im rechten Gamet bleibt seine Lage fast unverändert; im linken (der rechte in den Figuren) ist der Mund nach rechts verschoben, längs der ventralen Oberfläche des Tieres. So ist oft der Schlundapparat bei rechten Gameten nicht so regelmäßig gegen links gekrümmt, wie bei Fig. 1; er besitzt mehrere Krümmungen, die Folgen des Gegensatzes seiner ursprünglichen nach rechts und der später entstandenen nach links gerichteten Krümmung.

Wenn die Mundvereinigung vollendet ist, wird sie zum Ausgangspunkt für die plasmatische Vereinigung, wie es schon in derselben Fig. 1 gesehen werden kann, wo besonders bei dem linken Gamet zwei Linien, die aus dem Mund divergieren, eine besondere Erhebung des Plasmas in diesem Orte zeigen.

Eine kleine Bemerkung ist noch über die Gametenvereinigung hinzuzufügen. Eine schöne Krone von pigmentierten Granula befindet sich nächst der Ventralseite des *Chilodon*. Bei dem linken Gamet ist in Fig. 1 die ganze Krone sichtbar, wenn man nur sehr wenig fokettiert; bei dem rechten Gamet muß man ziemlich tief fokettieren, um das Pigment zu sehen; dann entsteht das Bild der Fig. 2, und der Schlund ist nicht mehr sichtbar; das entspricht einer etwas verschiedenen Orientierung beider Gameten; die Verschiedenheit ist aber so klein daß sie nicht die Messungen beeinflussen kann.

Manchmal ist der linke Gamet verschieden orientiert (Fig. 51);

seine Ventralseite ist fast gegen den rechten gerichtet, und man sieht ihn im Profil. Dieser bei früheren Stadien ganz unwahrscheinliche Fall stellt das natürliche Ende der Conjugation dar.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß in jedem Falle, bei jedem Paar, immer ein Gamet von dem anderen unterscheidbar ist; es sind hier zwei Kategorien von Gameten zu unterscheiden, die rechten und die linken, die ganz besondere Charaktere besitzen, was die gegenseitige Orientierung, die Lage des Schlundes, und einen anderen Charakter betrifft, den wir bald beschreiben werden. Sonst ist bei einer Durchmusterung der Präparate leicht zu sehen, daß die rechten Gameten etwas größer als die linken sind. Es war so leicht zu vermuten, daß es sich wirklich um eine sexuelle Differenzierung handelte, und daß beide Kategorien — rechte und linke Gameten — anderen Kategorien entsprechen dürfen, nämlich männlich und weiblich differenzierten Individuen.

Der vor dem Mund liegende Teil ist bei den rechten Gameten nicht wesentlich in seiner Form von der Conjugation beeinflußt. Er ist noch in der Fig. 1 bei beiden Gameten unverändert, die Cilien besitzen dieselbe Richtung in beiden. Ein solcher Fall ist aber selten und er kommt hier nur vor, weil es sich um ein ganz frühes Stadium handelt. Die Verhältnisse ändern sich später bald. Schon bei Fig. 3 ist, trotzdem sie der ersten Teilung gehört, der linke Gamet in seinem vorderen Teil stark gekrümmt; die homologen Cilien beider Individuen sind ganz verschieden gerichtet; auch sind die Linien, die längs den Körpern der Tiere durchgehen, bei ihm gekrümmt. Auf diese Bedingungen sind einige Grundtatsachen für die Biologie und die Biometrie des *Chilodon* begründet, zunächst folgt daraus, daß die linken Gameten etwas kürzer scheinen als sie wirklich sind.

Der Micronucleus ist bei Beginn der Conjugation gleichartig chromatisch, wodurch er sich von dem der nichtconjuganten Individuen unterscheidet. Normalerweise ist nämlich der chromatische Teil von einem achromatischen scharf getrennt, mit einer unkonstanten morphologischen Anordnung; entweder ist das Chromatin als ein Halbmond geordnet, oder als ein Ring, oder als eine zusammenhängende Masse, in welcher einige achromatische Punkte liegen. Wir haben schon 1876 etwas über solche Abteilungen des Micronucleus durch Bütschli (zitiert nach Schewiakoff 88) kennen gelernt.

2. Erste Maturationsteilung.

Diese Teilung verläuft im wesentlichen in ganz ähnlicher Weise wie ich sie bei *Opercularia coarctata* geschildert habe, nur ist sie hier etwas einfacher — vielleicht (das ist aber nur eine Vermutung!) im Verhältnisse zu der absoluten Kleinheit des Micronucleus und des ganzen Tieres. Eine primäre Spindel bildet sich nicht, und auch später, in der Zeit der Chromosomenbildung, kann man von einer achromatischen Spindel fast nie reden.

Zuerst gibt es eine Verlängerungsperiode des Kernes. Der Micronucleus wird länger und länger, spindelförmig, und fast vollständig achromatisch; hier erscheint dasselbe Phänomen wie bei *Opercularia*; bei fuchsingefärbten Präparaten (Fig. 3) ist seine Färbung ganz rot, was man nicht einer schwachen Wirkung des Eisenhämatoxylins zuschreiben kann, da der Macronucleus intensiv blau gefärbt ist. Was aber die Sichtbarmachung der Struktur betrifft, so sind die Präparate, die nur mit Hämatoxylin gefärbt sind, dafür besser; man sieht dann oft eine feinere Struktur, die nur mit den stärksten Vergrößerungen, über 2000 Diametern und mit einer „critical illumination", sicher entdeckt werden kann. In einer etwas klareren Masse liegen einige Körnchen (Fig. 4 u. 5). Die Farbe der Körnchen ist nicht stärker blau als die der Umgebung, in den Figuren ist sie vielleicht etwas stärker als in der Wirklichkeit gefärbt; sie sehen gleichsam mehr schmutzig als gefärbt aus. Manchmal ist die Struktur nicht zu erkennen.

Nach diesem symmetrischen Stadium wird der Micronucleus auf einer Seite dicker und spitz auf der anderen; vgl. Fig. 3, beim rechten Gameten, und Fig. 6–7. Es ist hier zu bemerken, daß diese Bilder nicht fehlerhaft sein können, weil die Präparate in toto gemacht sind; so sieht man gewiß den ganzen Nucleus. Wir hatten schon ähnliche Bilder bei *Opercularia* beobachtet (vgl. Fig. 61–69 der ersten Abhandlung); wir wollten aber die Aufmerksamkeit nicht besonders darauf lenken, weil die Präparate nicht in toto gemacht waren, und beim Schneiden das spitze Ende des Nucleus auf der einen Seite zerstört worden oder verloren gegangen sein konnte. Es konnte gegen einen solchen Skeptizismus die Beobachtung von Serienpräparaten nicht genügen; der Gegenstand war zu fein und zart, um sicher zu sein, daß es wirklich genau geschnitten sein sollte. Jetzt sind die Bedingungen wesentlich verschieden, das fragliche Bild häufig, und die Weise seiner Entwicklung und die seiner späteren Umwandlungen leicht zu verstehen. Man sieht nämlich

bei Fig. 3 seine Entwicklung die oben begonnen hat; bei Fig. 6—7 sieht man eine kleine Kugel mit einem Faden, und dann die regressiven Stadien in den folgenden Figuren. Bemerkenswert ist ein Stadium, wo der Faden gebrochen ist in der Nähe der Kugel; ich kann nicht glauben, daß eine solche Bildung anormal ist, da sie mehrere Male zu sehen, und bei einigen Fällen, wie es in Fig. 9 geschildert, ist der Faden verschwunden, der perinucleäre Raum aber noch verlängert, und an seinem Ende mit einem Teilchen versehen, das seiner Färbung wegen die letzte Spur des Fadens zu sein scheint. So denken wir, daß ein kleiner Teil der Kernsubstanz durch einen solchen Vorgang verloren geht. Die Bedeutung der Tatsache ist ziemlich unklar, es ist aber leicht möglich, daß ein Zusammenhang zwischen diesem Phänomen und der Reduktion des Chromatins existiert. Bei gewöhnlichen Teilungen ist natürlich keine Spur eines solchen Vorganges zu entdecken.

Wenn wir nun wieder die Fig. 9 betrachten, so können wir die Umwandlung der Kugel studieren in dem Stadium, das wir schon bei *Opercularia* als Verkürzungsstadium bezeichnet haben. Die Stoffe des Kügelchen sind jetzt scharf in Körnchen getrennt, die immer größer und chromatischer werden. Es ist dann leicht zu verstehen, wie die ganze Bildung sich in jene der Fig. 10—12 umwandeln kann. Viele Chromatinkörnchen liegen in einer nicht gefärbten Masse; ob man aber von achromatischen Fasern, die zwischen den Granula liegen, reden darf, ist ganz zweifelhaft. Nur etwas später, wenn die Körnchen besser in Reihen angeordnet sind, erscheinen einige Linien, die ganz von einem Pol zu dem anderen des Nucleus durchgehen. Das ist alles, was als achromatische Spindel bei *Chilodon uncinatus* bezeichnet werden kann (siehe die oben zitierten Figuren und die folgenden). Eine homologe Bildung ist es gewiß, aber so sehr reduziert, daß man sie nur bei den besten Bedingungen sehen kann.

Schon bei Fig. 12 sind die Körnchen mehr getrennt wie vorher. Diese Veränderung, die graduelle Vereinigung der Körnchen, führt bis zur Chromosomenbildung. Sie erscheinen dann als 4 gut ausgebildete Körper (Fig. 13). Nicht selten kann auch dieses Stadium etwas asymmetrisch aussehen, was wahrscheinlich eine Wirkung der vorigen Asymmetrie ist. Die Chromosomen sind im allgemeinen nicht zählbar, weil sie ganz in einer großen Masse zusammenliegen, es gibt aber Fälle — nämlich wahrscheinlich besondere Stadien — bei welchen sie etwas mehr getrennt sind. Dann kann man Gewißheit über ihre Zahl gewinnen.

Wir haben also bewiesen, daß die Chromosomen von vielen Körnchen, die sich vereinigen, entstehen, was schon R. HERTWIG für *Actinosphaerium* behauptet hat (99).

Dann folgt die Teilung der Chromosomen. Der starke Zusammendruck der einzelnen Teile macht die Entscheidung des genaueren Teilungsvorganges sehr schwierig. Ich habe aber ganz eigentümliche Bilder gefunden, von welchen einige in Fig. 14 u. 15 reproduziert sind. Hier sieht man klar, daß die Teilung eine transverse ist. Wir sehen bei Fig. 14 die Chromosomen, die zum Teil noch unverändert, zum Teil schon geteilt sind; in der folgenden Figur ist die Teilung vollendet, die Tochterchromosomen sind aber noch nicht getrennt. Eine kleine nicht scharfe Trennung in zwei Gruppen ist manchmal zu vermuten, und zwar in dem Augenblicke, wo die Trennung vor sich zu gehen beginnt. Später wird ein solches Phänomen ganz klar und scharf (Fig. 16). Die Tochterkerne sind jetzt schon voneinander entfernt, in jedem sind zwei Paare von Chromosomen vorhanden; nur ein Kern zeigt dies nicht so scharf. Er gehört dem rechten Gameten an, und befindet sich gewiß in einem etwas fortgeschrittenen Stadium; seine nicht starke Färbung spricht auch in diesem Sinne. Bald verschwindet die Differenzierung in Chromosomen vollständig.

Wenn die Tochterkerne ganz getrennt sind, wie Fig. 17 zeigt, kann man noch die Spuren der vorigen Teilung erkennen; so sind z. B. in einem Kerne der Fig. 17 die Chromosomen noch sichtbar, in einem Pol vereinigt und gegen den anderen Kern gerichtet; in dem anderen Gamet dagegen — es ist der rechte — ist das Chromatin unregelmäßig verteilt; das Stadium ist etwas weiter fortgeschritten. Es gibt einen Augenblick, wo beide Kerne sphärisch sind, homogen und ziemlich gut chromatisch.

Hier können wir an ein anderes Infusorium erinnern, *Boveria subcylindrica*, var. *neapolitana*, das STEVENS studiert hat (03), bei welchem, wie bei *Chilodon*, die Zahl der Chromosomen vier ist; bei der Trennung der Kerne entsteht eine lange Konnexion, die aus vier Fasern gebildet ist. Das entspricht nicht den Verhältnissen bei dem Vorticellide *Opercularia coarctata*, weil bei dieser Art die Zahl der Fasern jener der Chromosomen nicht gleich ist. Sie beträgt (Fig. 6, erste Abhandlung) je 8, wie es bei dem Macrogameten klar zu sehen ist, anstatt 16, was die normale Chromosomenzahl ist. Bei den späteren Teilungen war es nicht möglich solche Fasern genau zu zählen, es waren aber gewiß mehr als 4, vielleicht wieder 8, trotz der Chromosomenreduktion. Bei *Chilodon*, wie bei *Boveria*,

entsprechen sie der Chromosomenzahl. Das kann eine Bedentung gewinnen, wenn die Beobachter ihre Aufmerksamkeit auf diesen noch nicht sehr berücksichtigten Punkt lenken wollen. Ein Unterschied liegt auch in der Spindelbildung zwischen *Opercularia*, bei der sie stark entwickelt ist, nnd *Chilodon* und wahrscheinlich auch *Boveria* (STEVENS Figuren sind klein und schematisch) die einer achromatischen Spindel fast beranbt sind. So scheinen die Fasern, die zwischen den Chromosomen liegen, nur ans denselben herzustammen, wenn die Spindel atrophisch ist; sonst scheinen sie mehr mit dieser Bildung im Verhältnis zn sein. Es ist sehr wünschenswert diese Coincidenzen möglichst zn erweitern, da die Frage oft auch bei größeren Tieren und bei Erklärungen der Caryocinese vorliegt.

Bezüglich der ersten Maturationsteilung sind als Hauptresultate meiner Untersuchungen folgende Merkmale außer der Achromaticität während der Verlängerungsperiode, die eine nicht gleich scharfe Wiederholung des Falles von *Opercularia coarctata* darstellt — die Asymmetrie am Ende der Verlängerung, nnd die Bildnng von Paaren — Diaden — bei der Chromosomentrennnng hervorzuheben.

Ich hatte schon bei *Opercularia* beobachtet, daß die Verlängerung zu einem Stadinm führt, wo ein nicht bewußter Beobachter an eine baldige Teilnng denken sollte. Nun folgt die Teilnng aber nicht, die Chromosomen bilden sich usw., was auf eine innere Asymmetrie schließen läßt, trotz der vielleicht symmetrischen äußeren Form. Ich konnte danach, wie gesagt, die äußere Asymmetrie nicht mit Sicherheit als vorhanden betrachten. So ist es recht gut, daß man auf Grnnd der *in toto* angefertigten *Chilodon*-Präparate über die äußere Asymmetrie mit Sicherheit reden kann, was natürlich zeigt, daß anch bei *Opercularia* die beobachteten asymmetrischen Bildungen nicht als falsch zn betrachten sind. Und die theoretische Betrachtnng erhielt so eine materielle Bestätigung. Es besteht vielleicht ein allgemeines Gesetz bei Infusorien, daß die erste Maturationsteilung zuerst ein Stadium vorzeigt, das dnrch Asymmetrie charakterisiert ist, nnd manchmal — wie bei *Opercularia* — als Psendoteilung infolge seiner 8-Form zu benennen wäre. Das ist ein vorbereitendes Stadium, dessen Wirkung vielleicht mit jenem Stoffverlust an der Spitze des Kernfadens verbnnden ist, den ich schon beschrieben habe.

Die Diaden sind für *Chilodon* eigentümliche Bilder, da Tetraden nnd Diaden bei Protisten nicht so verbreitet sind, wie bei Metazoen;

wenn es sich um eine *Ascaris megalocephala* var. *bivalens* handelte, anstatt eines *Chilodon*, so hätten wir zwei Tetraden in der ersten Maturationsspindel beobachtet; mit anderen Worten, die Spindel würde sich aus schon geteilten und in Vierergruppen vereinigten Chromosomen bilden. Nach diesem Stadium hätten wir eine Diadenverteilung zwischen den Tochterkernen gesehen (BOVERI 87, BRAUER 93). Meine Beobachtungen zeigen nun, daß keine vorhergehende Chromosomenteilung mit Tetradenbildung existiert; erscheinen doch die Diaden, indem sich die Chromosomen trennen. Die Tatsache hat gewiß eine Bedeutung, bezüglich der Phylogenese der Tetraden. Es ist besonders bemerkenswert, daß wir hier ein phylogenetisches Entwicklungsstadium sehen, bei welchem zuerst das Ende des Vorganges erschienen ist; die Annahme, daß die Diaden von den Tetraden bewirkt sind, infolge ihres zeitlichen Erscheinens bei den Metazoen, ist nach meiner Beobachtung nicht mehr zulässig; wir dürfen vielmehr annehmen, daß die Diaden die Ursache der Tetraden darstellen, trotz der entgegengesetzten Folge der Phänomene bei höheren Tieren. In den immer wiederholten Cyclen der lebendigen Organismen geht oft ontogenetisch ein Vorgang voraus, der phylogenetisch der spätere ist, so daß wir die Ursache leicht als Wirkung falsch interpretieren können.

3. Zweite Maturationsteilung.

Dieselbe nimmt, wie bei *Opercularia*, einen rascheren Lauf.

Nach dem Stadium von 2 gleichartigen Kernen, kommt eine Verlängerungsperiode vor, aber nicht so achromatisch wie bei der ersten Teilung. Man erkennt leicht in den spindelförmigen Kernen einige chromatische Körnchen, die zum Teil mit achromatischen Fasern verbunden sind. Das Stadium ist in Fig. 18—19 dargestellt. In der ersten von diesen ist der rechte Gamet wieder etwas weiter in der Entwicklung vorgeschritten als der linke. Mit der größten Aufmerksamkeit habe ich den Augenblick beobachtet, wo zwei mitotische Spindeln gleichzeitig entwickelt sind. Ich wollte ihren Winkel messen wie bei *Opercularia*, aber leider sind beide Kerne im allgemeinen ganz voneinander entfernt. Fig. 20 zeigt einen der Fälle, wo sie noch am nächsten liegen.

Die Chromosomen sind schwieriger zu zählen als bei der vorigen Teilung, man kann sie aber in einigen Fällen scharf getrennt sehen und 4 zählen. Das kann man auch bei den gezeichneten Kernen

verstehen; es sind da 3 Chromosomen sichtbar, es ist aber klar, daß noch einer unter diesen sein muß; die Sache ist in anderen Fällen ganz klar. Wie die Chromosomentrennnng geschieht, habe ich hier nicht beobachten können; die Kleinheit der Objekte, und die Seltenheit der Stadien dieser Teilung in den Präparaten, machen die Untersuchung fast unmöglich. Es war nur zu vermuten, daß ein Paar Chromosomen an jeden Pol wandert. Tatsächlich gibt es keine andere Möglichkeit, da die dritte Teilung nur zwei Chromosomen zeigt, und auch bei *Opercularia coarctata* die Reduktion der Chromosomenzahl, bei der zweiten Teilung vor sich geht.

4. Dritte Teilung.

Man kann oft wahrnehmen, daß zwei Chromosomen in den vier gebildeten Kernen getrennt vorhanden siud. Es gibt eine Phase, wo die Kerne kugelig nnd gleichartig erscheinen (Fig. 21); wenn aber der Kern wieder zu wachsen anfängt, ist die Duplizität seiner Substanz wieder sichtbar (Fig. 23). Im allgemeinen teilt sich ein einziger Kern (Fig. 22), bei den ersten Stadien tritt aber nicht selten der Fall ein, daß zwei oder mehrere gleichzeitig in Teilungszustand geraten (Fig. 23). So können wir bei der Beobachtung der ersten Stadien der dritten Teilung indirekt die Reduktion der Chromosomenzahl bei der vorigen beweisen.

Wir können hier keine Spur einer asymmetrischen Verlängerung beobachten, wie wir sie bei der ersten Maturationsteilung geschildert haben. Die Teilung der Chromosomen ist hier auch eine transverse. Diese ist keine reduktive Teilung (Boveri), aber die Untersuchungen der letzten Jahre haben ja klar gemacht, daß longitudinale und transverse Teilung keine entgegengesetzte Bedeutung besitzen. — Ich habe viele Fälle beobachtet, wo, wie Fig. 24—26 zeigen, die Chromosomen geteilt sind, nnd diejenigen der beiden sich bildenden Kerne sich mit ihren Extremitäten gegenüberstellen. In der Fig. 24 sieht man ein solches Paar und außerdem ein noch nicht geteiltes Chromosom. Das ist aber eingeschnürt in seinem Mittelpunkt, so daß gewiß eine Querteilung stattfindet. Nun liegt der Kern sehr nahe an der Verbindung zwischen beiden Gameten; die breite, ganz innige Verbindung gestattet die cytoplasmatische Vereinigung. Beide Cytoplasmen sind in der Tat hier ganz gemischt wie bei einem einzigen Tiere.

Die spätere graduelle Entfernung der Chromosomen geschieht genau von der Scheidewand der beiden Gameten aus (Fig. 27). Es ist fast unmöglich, zu entscheiden, welcher Kern der migrierende

oder der stationäre ist; wir wissen nur, daß die 2 gleichzeitigen Teilungen, die hier vorhanden sind, verschiedenen Ursprung haben (Fig. 28). Ich kann nur als Vermutung sagen, daß die migrierenden Kerne die Chromosomen vielleicht ein bißchen mehr getrennt besitzen; das kann man sehen bei Fig. 25, 26 und auch 27, wenn wirklich diejenigen migrierende Kerne sind, die nicht so weit im Innern jedes Gamets liegen. Der erwähnte Unterschied ist so klein, daß wir keine Sicherheit über seine absolute Konstanz gewinnen können.

Ich will hier noch einmal an die Tatsache erinnern, die RUSSO und DI MAURO bei *Cryptochilum echini* beobachtet haben, wo eine einfache Befruchtung nach zwei Teilungen des Micronucleus stattfindet. Ich habe schon in meiner ersten Abhandlung gezeigt, wie eine solche Tatsache für die Interpretation der Homologien der Conjugationsteilungen wichtig ist, indem sie eine Form bildet, die zwischen der echten Copulation und der gewöhnlichen Conjugation liegt; ein guter Grund für BOVERI's Anschauungen, nach welchen die dritte Teilung des Micronucleus keine Maturationsteilung, sondern der ersten Teilung des befruchteten Eies homolog ist; es ist wie wenn die Pronuclei, anstatt sich gleich zu vereinigen, sich teilten, und die Teile copulierten, um direkt die Kerne der zwei ersten Blastomeren zu bilden. Nun haben wir mit unseren Beobachtungen an *Chilodon*, noch ein Stadium eines solchen phylogenetischen Prozesses gefunden, da hier die Kerne nicht in jedem Gamet vorgebildet sind, sondern sich durch die Scheidewand der Gameten, bei den letzten Stadien der letzten Teilung bilden.

Ich habe zwei Stadien der Kernenvereinigung abgebildet. Fig. 29 stellt eine Ausnahme dar, bezüglich der oft zitierten Regel, der Präcedenz der rechten Gamete über den linken; die Vereinigung ist in der Tat links fast vollendet, während rechts die Kerne genähert, aber noch immer getrennt sind. Nachher trennen sich die Gameten wieder, wir sehen in der Fig. 30 ein Exconjugant, wo ein Kern in dem ganz vorderen Teil des Körpers liegt, gerade ein Doppelkern, mit den Spuren der geschehenen Befruchtung; seine Stellung war ganz eigentümlich, vor dem Mund, wo niemals der Micronucleus bei ruhenden Individuen liegt. —

Fast immer sind die Stadien etwas verschieden bei beiden Gameten; fast immer ist die Regel befolgt, daß der rechte Gamet etwas weiter vorgeschritten ist als der linke. Ausnahmen sind ganz selten. Der rechte Gamet spielt also, was diese

Frage betrifft, genau dieselbe Rolle wie der Macrogamet bei *Opercularia coarctata*. Die Gameten sind also auch bei *Chilodon* differenziert, nnd könnten wir keine andere Beobachtnngen machen, als die schon mitgeteilte cytologische, müßten wir ohne weiteres schließen, daß die rechten Gameten als weiblich differenzierte Macrogameten, und die linken als männlich differenzierte Microgameten zu betrachten sind. Wir werden aber später die Frage genau untersuchen.

5. Die Wiederherstellung der normalen Verhältnisse in den Exconjuganten.

Diese Vorgänge haben für uns ein hohes Interesse in einer Frage, die bald erörtert wird.

Individnen mit einem kugeligen Kerne, nebst dem Macronucleus, und mit anderen Charakteren, die ihre Natur als Exconjuganten zeigen, existieren gar nicht. Es ist so bewiesen, daß die Befruchtungskerne nicht lange ruhig bleiben, sondern sich teilen, sobald sie gebildet sind. Solche Teilungen sind nicht mit denjenigen zu verwechseln, welchen die Micronucleen nnabhängig von der Conjugation unterworfen sind. Ein besonderes Studinm der beiden Fälle zeigt, daß während der normalen Teilungen des Micronucleus, der Macronucleus auch stark verändert ist; seine Struktur ist nicht körnig, sondern stark verdichtet (Fig. 56). Diese wichtigen Veränderungen fangen bald mit den ersten Veränderungen des Micronucleus an. Ich erinnere hier wieder an *Opercularia*, wo ich die Ergebuisse über Präcedenz der Micronucleusveränderungen gegenüber denen des Macronnclens nicht bestätigen konnte. Es ist die Frage historisch eigentümlich: znerst glaubte man, daß der Macronucleus allein existiert, da der Micronncleus zu klein war für die uoch nicht guten Mikroskope; später wurde er auch gesehen, es war aber eine gewöhnliche Vermutnng, daß er eine untergeorduete Rolle spiele; danu hat man caryokinetische Teilungen beim Micronucleus beobachtet, und so spielt er heute die Hauptrolle, gegenüber dem größeren Macronucleus. Der Micronucleus wurde mehr studiert, geuau abgebildet nnd in seinen feinsten Struktnren nnd Veränderungen oft geschildert. Man hatte zuerst einige grobe Veränderungen des Macronncleus bei der Teilung beobachtet; mau kennt heute die feinsten Veränderungen des Micronucleus, die vorher geschehen, im

Verhältnis mit den groben letzten Veränderungen des Macronucleus; man hat aber noch nicht genug bei diesem die feineren Strukturen und Veränderungen genau studiert; die vorbereitenden Prozesse sind nur für den Macronucleus, noch nicht aber für den Micronucleus bekannt. So ist es geschehen, daß ich während meiner Untersuchungen über die Conjugation, bei meinen ebenfalls nicht besonders auf diesen Zweck gerichteten Beobachtungen nur habe schließen können, daß sich wirklich kein Micronncleus im Teilungszustande befindet, wenn nicht gleichzeitig der Macronucleus verändert ist. Ich will aber diese Frage mit besonderen Untersuchungen bei einer anderen Gelegenheit betrachten. Es genügt für unseren Zweck, zu sagen, daß solche vorbereitetenden Veränderungen des Macronucleus bei der Teilung des Befruchtungskernes nicht existieren. Es liegt natürlich der Unterschied noch klarer, wenn Stadien verglichen werden, bei denen der Befruchtungskern, resp. der Micronucleus, sich schon in fortgeschrittener Teilung befindet. Wenn auch bei Exconjuganten der Micronucleus von dem der ruhenden Individuen ein wenig verschieden ist, liegt der Unterschied in einer größeren Seltenheit der Körnchen, also der ganz entgegengesetzten Veränderung als bei sich teilenden Individnen. Die Chromatizität ist übrigens vermindert, anstatt vergrößert. Sonst sind im allgemeinen die sich teilenden Individuen größer als die ruhenden; die Exconjugante sind in den ersten Stadien kleiner; da aber dieser Charakter nur einen statistischen Wert besitzt, kann er nicht mit Sicherheit verwendet werden, um zu entscheiden, ob ein besonderes Individuum exconjugant oder sich teilend ist. Es gibt aber auch Fälle, bei welchen einige Eigentümlichkeiten vorhanden sind an der vorderen Abteilung des Körpers, die in Beziehung stehen zu den Veränderungen, denen sie schon unterworfen worden waren. Das ist besonders bei linken Gameten zu sehen. Sonst sind bei Exconjuganten niemals zwei Schlnnde im Regenerationszustande vorhanden. Die Zerstörung des alten Apparates ist in beiden Fällen möglich. Bei der Individnenteilung habe ich sie oft beobachtet, was mit den schon bekannten Tatsachen übereinstimmt; so hat WALLENGREN (1901) viele Organellen bei verschiedenen Infusorienarten bei jeder Teilung zerstört und regeneriert werden gesehen.

Fig. 31 und 32 zeigen den Anfang der Teilnng des Befrnchtungskernes. Die kleinen Veränderungen des Macronucleus sind, wie oben bemerkt ist, nicht mit denen bei Individuenteilungen vergleichbar.

Weiterhin zeigt Fig. 33 das Resultat der Kernteilung. Die

Tochterkerne sind noch nicht ganz getrennt; in der Fig. 34 sehen wir zwei unabhängige Kerne, nahe dem alten Macronnclens, der noch unverändert ist. Einige chromatische Tröpfchen liegen in der Nähe; sie sind wahrscheinlich aus den nicht weiter entwickelten Microuncleen (Reductionskernen) entstanden. Exconjugante in solchem Zustande sind ziemlich häufig; noch öfter begegnet man Individnen, bei welchen einer der Kerne schon etwas modifiziert ist; es soll aber nicht in diesem Sinne die kleine Verschiedenheit, die zwischen den Kernen von Fig. 34 existiert, interpretiert werden. Die Verschiedenheit liegt diesmal vollständig in den Grenzen der Variabilität, da die Kerne oft ungleich sind, was die Anordnung der chromatischen und achromatischen Stoffe betrifft. Es handelt sich im Gegenteil um eine sichere progressive Differenzierung, wenn solche Fälle in Betracht kommen, wie es Fig. 35 zeigt. Das Chromatin ist bei dem einen körnig geworden, mit fast achromatischen Verbindungen. Dieser Kern würde zu einem Macronucleus auswachsen. Dann folgt in der Taf. XVII eine Reihe von Figuren, die das gradnelle Wachstum des Macronncleus zeigen (Fig. 36—39). Die Größe dieses Kernes wird ganz auffallend; das ganze Individuum wächst auch sehr stark (Fig. 39). Die Färbung bei Hämatoxylinpräparaten ist ganz schwach; bei Fuchsinpräparaten im Gegenteil ziemlich stark (Fig. 40), während der alte Macronnclens und der Micronucleus sich immer blau färben.

Nach diesem enormen Wachstum erfolgt die regressive Phase und die echte Umwandlung in dem tätigen Macronucleus. Die ersten Veränderungen in diesem Sinne bestehen in einem Znnehmen der Chromatizität in einigen Punkten (Fig. 41), wo einige vergrößerte Körnchen mit vergrößerten achromatischen Verbindungen liegen. Zuerst ist keine besondere Orientierung der Körner und Fasern zu sehen; die Chromatizität nimmt dann in einer sphärischen Zone zu, nicht fern von der Kernoberfläche (Fig. 42). Sonst bemerkt man eine innere Abteilung, die keine körnige Struktur besitzt, und nicht sehr chromatisch ist. Nun sehen wir in den Fig. 43 und 44 zwei Stadien, die wahrscheinlich einigen kleinen individuellen Verschiedenheiten in der morphogenetischen Bildung entsprechen. In der Fig. 43 sind die Zentralzone, die größer als in der vorigen Figur ist, und die peripherische chromatische mit einem Fasernnetze verbunden, das über einen entfärbten Grund nicht scharf hervortritt. Im Gegensatz dazu ist dieser Raum in Fig. 44 etwas klarer. Gehen wir von der oben geschilderten Struktur (Fig. 44) zu derjenigen der Fig. 45, so sehen wir eine progressive

Orientierung des mittleren Netzes stattfinden. Das Netz ist gegen den Mittelpunkt centriert und es hat sich auch hier, in der Zentralzone, eine netzartige Bildung entwickelt; eine genaue Beobachtung hat gezeigt, daß dieselbe der Zentralzone angehört, es handelt sich nicht um ein darüber lagerndes Gebilde. Fig. 46 gibt die oberflächliche Ansicht des peripheren Netzes; so können wir leicht sehen, wie dieses aus Körnchen besteht, die mit Fasern verbunden sind; so daß es vollständig die allgemeinen Charakteristiken der wachsenden Macronucleen besitzt. Nach diesen Stadien folgen andere, die nicht so gut strukturell verständlich sind, da ihre Chromatizität sehr zugenommen hat (Fig. 47). In der Tat nimmt nicht nur die äußere Zone, sondern auch ihre Körnchen zu. So erreicht sie nun die äußere Grenze des Kernes. Die mittlere Zone erscheint so dunkel, nicht ihrer eigenen Färbung wegen, sondern derjenigen der umliegenden Teile. Die Zentralzone ist nur wenig modifiziert, sie zeigt aber besser als bei den vorigen Figuren, die Qualität ihrer Färbbarkeit mit der Tendenz Hämatoxylin und Fuchsin ungefähr in gleicher Weise zu fixieren. — Die Kerne von Fig. 48 und 49 sind fast vollständig als Macronucleen ausgebildet, so daß man sie als neue Kerne erkennen kann nur wegen der Spuren des alten Macronucleus, die noch vorhanden sind.

Die degenerativen Umwandlungen des alten Macronucleus wollen wir nun besprechen. Die *Chilodon*-Gameten sind von denjenigen anderer Arten insofern verschieden, als hier der alte Kern viel länger ungestört bleibt. Auch in Stadien (Fig. 38), wo der neue Macronucleus ziemlich groß ist, ist der alte noch normal; erst wenn er die maximale Grenze seines Wachstums erreicht (Fig. 39), beginnt der alte sich zu verändern. Der erste Schritt der Degeneration besteht aus einer Vereinigung der chromatischen Körner, wie in derselben Fig. 39 und besser in Fig. 41 sichtbar ist. Dann kommt eine wenig chromatische Struktur mit einer dunklen Zentralmasse und einigen kleinen fuchsinophilen Granula hervor. Von diesem Augenblicke ab fing auch die Größe an abzunehmen, und ein vollständiges Zusammenfließen der chromatischen Teile führt wieder eine größere Färbbarkeit mit sich (Fig. 43 u. ff.). Fig. 43 hat noch im Zentrum eine verschiedene Masse, sie verschwindet aber später vollständig und der ganze Kern erscheint als eine dunkle — manchmal vacuoläre — Masse. Endlich bildet der alte Kern nur ein dunkeles Tröpfchen (Fig. 49) und nimmt mehr und mehr ab. Man kann in der Tat Individuen finden, die nur insofern von normalen ruhenden Chilodonen verschieden sind, als sie eines oder einige Chromatinkörnchen

bei dem Macronncleus besitzen. Auf diese Weise ist eine vollständige Resorption des alten Kernes bewiesen.

Keine Spur des alten Macronucleus geht direkt in den neuen hinein, es steht das in ganzer Übereinstimmung mit meinen Ergebnissen an *Opercularia*, und wird auch hier die entgegengesetzte Vermutung — die auch von Clara Hamburger festgehalten wird — von Benutzung des zerstörten Kernes ausgeschlossen.

Einmal nur unter einigen Tausenden Exconjuganten, die mit dem Immersionsobjektiv beobachtet wurden, habe ich ein Individuum gefunden, das zwei Micronucleen und zwei Macronucleen besaß (Fig. 50); wie diese gewiß abnorme Form endigen könnte, vermag ich nicht zu sagen; sie kommt wahrscheinlich von einer wiederholten Teilung des Befruchtungskernes und könnte vielleicht durch eine Körperteilung in den normalen Zustand wieder umgestaltet werden. Das ist aber nicht sicher, da dieser Fall nicht analog ist dem mit einem Micronucleus und drei Macronucleen, der sich bei mehreren Arten findet.

Was wir nun unbedingt annehmen können, ist die Unmöglichkeit von Körperteilungen, bevor die Kernumwandlungen vollständig fertig sind. Ich bestätige mit diesem Ergebnisse die kurz ausgesprochene Behauptung von Maupas und die Resultate meiner eigenen physiologischen Untersuchungen: ich hatte nämlich bei isolierten Exconjuganten beobachtet, daß ein, zwei, drei Tage lang die Körperform zuerst zunimmt und dann ab, ohne daß eine Teilung geschieht. Sonst habe ich keinen Macronucleus in Teilung gesehen, der nicht seine normale Struktur besäße. Wir haben so die Sicherheit gewonnen, daß nach der Conjugation keine Teilung eintritt, bevor die Kerne vollständig arrangiert sind, der alte Macronuclens vollständig resorbiert, der neue vollständig zur normalen Struktur umgewandelt ist. Ein Individuum, das einen Macronucleus in Bildung besitzt, ist also sicher ein nicht geteilter Exconjugant.

6. Wiederconjugationen.

Nun kommen wir zu der Beschreibung einer eigentümlichen Tatsache. Hätte ich nur die ersten Tage der Conjugationsepidemie verfolgt, so hätte ich auch keine aberrante Formen gefunden von denjenigen, die wir schon studiert haben. Einige unwichtige Anomalieu sind natürlich weggelassen worden. Aber die systematische Durchmusternng der Tiere während der ganzen Periode der Conjugations-

epidemie hat mich einige Paare entdecken lassen, die nur nach mehrere Tage dauernden Epidemien erscheinen. Man betrachte zuerst die Fig. 51—53. Sie gehören verschieden fortgeschrittenen Conjugationen und besitzen einen gemeinsamen Charakter: nebst den Kernen, die dem besonderen Stadium entsprechen, befindet sich in einem Gamet oder in beiden ein Körper, der leicht zu klassifizieren und als ein Macronucleus während seines Wachstums zu erkennen ist. Die netzartige Struktur, die Fuchsinfärbbarkeit, die sporadische Erscheinung solcher Bilder, die Unabhängigkeit von dem Conjugationsstadium, die Möglichkeit, daß nur einer der Gameten den fraglichen Körper besitzt, die Unmöglichkeit solche Paare in den allerersten Tagen der Epidemie zu finden, lassen über die Bedeutung des Befundes keinen Zweifel zu: es sind Exconjuganten, die sich wieder conjugiert haben.

In Übereinstimmung mit unseren obigen Schlüssen dürfen wir auch sagen, daß dieselben keiner Teilung unterworfen gewesen sind, bevor die neue, zweite Conjugation eingetreten ist. Vielmehr, diese merkwürdigen Individuen sind vor kurzer Zeit aus der vorigen Conjugation hervorgegangen; der wachsende Macronucleus ist immer noch klein.

Es besteht kein prinzipieller Unterschied zwischen den verschiedenen Fällen. Der neue Kern ist meistens ziemlich klein, manchmal etwas größer; er ist nur sehr selten in dem linken Gamet allein gegenwärtig. Häufiger ist er nur in dem rechten oder in beiden vorhanden. Die Bedeutung einer solchen Verteilung wird später betrachtet.

Bei Fig. 51 sind beide Gameten exconjugant; die Fuchsinfärbung ähnelt der der Fig. 40; die Körnchen sind in einem Gamet etwas größer als gewöhnlich, das hat aber keine Bedeutung: es können manchmal auch zwischen normalen Exconjuganten solche Fälle gefunden werden. Das vierkernige Stadium der Micronucleen zeigt keine Abnormität. Der linke Gamet ist gegen den rechten mit seiner Ventralseite gerichtet, wie es oft bei den letzten Stadien vorkommt. Dieser Fall zeigt ganz gut die Anordnung des Pigments, das eine vollständige, zwei oder drei Körner dicke, und der ventralen Oberfläche naheliegende Zone bildet.

Auf der Fig. 52 ist ein rechter Gamet abgebildet, der sich in dem fraglichen Stadium befindet. Eine ganz rasche Fuchsinbehandlung, wie allgemein angewendet, hat den neuen Macronucleus fast farblos gelassen. Wir sind hier in einer der ersten Phasen der Conjugation. Der rechte Micronucleus war etwas schief gelegen, so daß es nicht möglich war ihn gut abzubilden.

Einen der ganz seltenen Fälle, wo der linke Gamet allein abnorm ist, bringt Fig. 53. Es ist hier das Stadium der Teilungsspindel, die so deutliche achromatische Fasern besitzt wie fast niemals; ein chromatisches Körnchen, im rechten Gamet, hat keine Bedeutung, solche Körnchen sind häufig zu finden.

Wollte man aprioristisch annehmen, daß solche Paarungen nicht normal endigen können, so kann ich doch sagen, daß die letzten Stadien der Conjugation bei denselben beobachtet werden können. Es ist auch möglich, isolierte Individuen zu finden, die ganz jenem Aussehen entsprechen, das man als Resultat der Wiederpaarungen erwartet. Tatsächlich, wenn nach der zweiten Conjugation ein Gamet die übrigens anerkannte Regel zeigt, müssen Individuen existieren, die zwei Micronucleen besitzen, nebst einem sich bildenden Macronucleus. Solche Individuen sind wirklich in den Präparaten vorhanden; manchmal ist der Macronucleus ziemlich klein (Fig. 54), manchmal etwas größer, so daß was seine Größe betrifft, eine ganze Übereinstimmung mit der der Wiederconjuganten existiert. Manchmal, aber sehr selten, liegen zwei sich bildende Macronucleen nebst einem Micronucleus beisammen (Fig. 55). Häufiger ist vielmehr ein anderer Fall, wo ein einziger wachsender Macronucleus bei einem normalen Micronucleus liegt, außerdem noch ein Micronucleus, der nicht normal zu sein scheint. So glaube ich, daß die Wiederconjugation häufig so endigt: der Micronucleus kommt aus dem Befruchtungskern der zweiten Conjugation, der Macronucleus aber von der vorigen.

Das hat aber jedenfalls eine untergeordnete Bedeutung; mehr als die Art, in der sich die Kerne arrangieren, ist die allgemeine Tatsache zu betonen, daß Exconjuganten direkt wieder in Conjugationszustände kommen können entweder mit anderen Exconjuganten oder mit gewöhnlichen Gameten. Man behauptete nach Maupas, daß die sexuelle Reifung der Infusorien eine Wirkung der wiederholten Teilungen sein sollte. Wie kommt es nun, daß keine Teilung nötig ist, um eine sexuelle Reifung zu bewirken? Wir haben die Wiederconjugation so früh konstatiert als es möglich war. Wenn in der Tat ein Exconjugant sich wieder conjugieren kann, ohne daß sein Befruchtungskern geteilt ist, so würde es ganz und gar so aussehen, wie bei den normalen Individuen; es ist aber nicht wahrscheinlich, daß der Befruchtungskern als ein Micronucleus wirken kann; ich sage „nicht wahrscheinlich", ich kann natürlich nicht „unmöglich" sagen: dogmatische Sätze sind zu vermeiden. Die beobachteten Wiederconju-

ganten befanden sich also in der ersten ascensionellen Phase der Umwandlung des neuen Macronuclens nnd am Anfang derselben.

Wir haben also die wiederholte Conjugation so früh konstatiert, wie es möglich war: die Chilodonen können sich wieder conjugieren, wénn auch die Entwicklung des neuen Macronucleus nach voriger Conjugation erst im Beginne ist. Ich hatte schon bei der Isolierung der Exconjuganten neue Conjugationen beobachtet nach 6—7 Teilungen; nun ist das physiologische Resultat mit einer rein morphologischen Untersuchnng bestätigt und übertroffen.

7. Der Mund-Schlund-Ösophagusapparat während der Conjugation.

Was der Mnnd, die Mundeinbuchtung, der Schlund, der Ösophagus bei Infusorien ist, ist eine Frage. die immer noch etwas von einem Schleier des Mysticismus eingehüllt ist; es ist nämlich leicht, solche Namen für ein und dasselbe Organ zu verwenden; die Vergleichung der Teile bei verschiedenen Infusorien führt zn einer unentwirrbaren Verwicklung. Es ist ziemlich wahrscheinlich, daß alle diese Organe phylogenetisch aus der äußeren Körperwand herauskommen; eine Mundeinbuchtung, die sich mehr und mehr individualisiert, oder ihre innere Abteilung verengert, bewirkt die Bildung eines Schlundes; wenn dieses Organ eine größere Abteilung besitzt, kann man eine solche in engerem Sinne als „Schlund“ benennen, nnd die hintere röhrförmige Abteilnng als „Ösophagus“. Das ist gerade für *Chilodon uncinatus* der Fall. Es kann aber auch ein solcher Apparat existieren, nebst einer Mundeinbnchtung. Dann ist entweder der einzige hintere Teil der primitiven Einbnchtung in eine Schlund-Ösophagusröhre umgewandelt worden, oder nach vollständiger Umwandlung eine nene Einbuchtnng wieder erschienen; dieselbe würde dann nicht homolog sein mit der Einbuchtung des einfacheren Typus. So scheint mir die Mundeinbuchtung eines *Colpoda* und die eines *Prorodon* nicht homolog zu sein. In der Nomenclatur aber können nicht alle Homologien konsakriert werden; es ist vielleicht besser, dieselbe Methode zu benutzen, die bei Metazoen immer im Gebrauch ist. Die verschiedenen Abteilungen des verdauenden Kanals sind hier in der Tat nicht ihren Homologien nach, sondern ihrer Form und Funktion

nach klassifiziert. So wollen wir bei *Chilodon uncinatus* ohne weiteres einen Mund, einen Schlund und einen Ösophagus unterscheiden, den letzteren als ein ziemlich langes Rohr, das direkt dem Schlund folgt (Fig. 1, 3, 51—53). Von einer Mundeinbuchtung ist gar keine Rede; der Mund ist direkt nach außen geöffnet. Er ist als eine ganz kleine Öffnung ausgebildet, die in dem Mittelpunkt einer kreisförmigen Zone liegt. Die letztere erscheint oberflächlich als eine Reihe von fuchsinophilen Körnchen (z. B. Fig. 56), welche den Riefen entsprechen, die den Schlund und den ganzen Ösophagus entlang laufen. Der Schlund besteht aus zwei Wänden, einer äußeren und einer inneren. Die letzte ist ohne Struktur, sie fängt mit dem Mund an und kommt bis in den Ösophagus; die äußere Wand ist globartig, sie fängt mit der adoralen kreisförmigen Zone an, besitzt wie gesagt, Längsriefen, und geht auch in das Ösophagusrohr über, indem sie sich mit der inneren Wand vereinigt. Alle diese Verhältnisse sind bei oben zitierten Figuren klar. Der Ösophagus, der so aus der Vereinigung der beiden Schlundwände entsteht, besitzt eine einzige Kavität und endigt in seiner hinteren Abteilung in einer Weise, die noch nicht genau beschrieben worden ist, trotz der wichtigen Rolle, die er systematisch spielt. Man spricht in der Tat von einer spitzen spiralgekrümmten Endigung, weil die zweite, äußere, kürzere und auch etwas gekrümmte Endigung noch nicht gesehen worden ist. Sie ist besonders sichtbar in der Fig. 55. Sie existiert aber immer.

Es war nötig, diese Verhältnisse kennen zu lernen, da die unvollkommenen Beschreibungen, die bis jetzt von diesen Organen gegeben worden sind, nicht hinreichten, die zufolge der Conjugation geschehenen Veränderungen zu verstehen. Es ist übrigens bedauerlich, daß kein Wort bis jetzt gesagt werden darf, was die Funktion eines morphologisch so eigentümlichen Apparates betrifft. Es ist wahrscheinlich, daß seine Wände am meisten muskulär sind.

Der Mund geht, nach Maupas, während der Conjugation von seiner natürlichen Lage weg, weil er sich nach der Vereinigung der Gameten von der Vereinigungsstelle entfernt. Das kann ich vollständig bestätigen. Sonst ist es besonders wichtig zu betonen, daß bei rechten Gameten keine wichtige Veränderung der Lage der Mundöffnung für die Paarung geschieht; bei linken dagegen geht der Mund längs der Ventralseite rechts, so daß die gleichorientierten Tiere ihre Münde vereinigt haben.

In den letzten Stadien wird der ganze Apparat zerstört; er ist als solcher sichtbar oder nicht. Der Durchbruch entsteht in der

Weise (Fig. 29), daß die vordere Abteilung da bleibt, die hintere in den hinteren Körperteil hineingeht. Eigentümliche Verhältnisse sind bei einem Exconjuganten zu sehen (Fig. 55), bezüglich der Degeneration des alten Apparates, der aber unzerstört geblieben ist; der neue liegt nahe dabei; man sieht sehr gut bei dem alten die zwei obengenannten Abteilnngen, nämlich Schlund nnd Ösophagus.

Die hintere, sich scheidende Abteilnng umfaßt im allgemeinen den Ösophagus und einen Teil des Schlundes, wie es durch die Dnplizität der Kontur klar gezeigt ist (Fig. 29); das ist übrigens auch bei *Chilodon*-Teilung leicht zu erkennen (Fig. 56). Dagegen scheint aber in diesem Falle der Mund nicht zerstört zu werden. er bleibt wahrscheinlich mit einem Teil des Schlundes vorhanden. um die fehlenden Teile zu regenerieren; bei der Conjugation besitzen die Gameten der letzten Stadien keine Spur des ganzen Apparates mehr. Man hat so hier eine vollkommene Regeneration, wie auch bei der hinteren Tochterzelle sich teilender Individuen.

V. Biometrisches Studium der Conjugation.

1. Frequenzkurven der Gametenlänge.

Es war das erste Ziel dieser Untersuchungen, die Conjugation von dem biometrischen Gesichtspunkte aus zu studieren; die Länge der Gameten zu messen, um zu bestimmen, ob die vereinigten Werte der Gameten eine unimodale oder bimodale Frequenzkurve liefern könnten. Die Versuche mnßten bedeutend erweitert werden, als ich erkannte, daß unter den *Chilodon*-Paaren zwei Kategorien nnterscheidbar sind (rechte und linke Gameten). Wenn wirklich eine sexuelle Differenzierung bei *Chilodon* existiert, ist es fast sicher, daß rechter und linker Gamet respektiv männlich und weiblich, oder umgekehrt, differenziert ist. So kann man die Freqnenzknrven der rechten und linken Gameten zuerst getrennt konstruieren und dann untersuchen, ob ihre Moden zweien solcher der Gesamtknrve entsprechen. Es ist selbstverständlich, daß die Gesamtknrve nur unimodal sein kann, wenn die Gameten einer und derselben Kategorie angehören, wenn auch die rechten viel größer als die linken sind; die Gesetze, mittels deren man aus einer einzigen Kategorie von Gegenständen zwei Klassen bilden kann, soll natürlich die

Frequenzkurve der Gegenstände selbst nicht beeinflussen. Mit dieser Methode hat man eine implizite Hypothese gemacht, daß während der Conjugation die Größe der Gameten, die links oder rechts stehen, systematisch nicht modifiziert ist; sonst können zwei Moden entstehen, die nicht den Verhältnissen der Gameten entsprechen, was man beobachtet hätte, wenn sie vor der Conjugation gemessen worden wären.

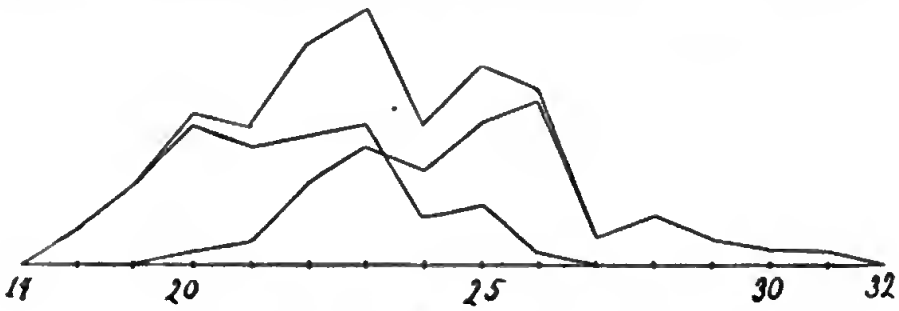
Eine Schwierigkeit kommt hier vor, daß die Gameten ziemlich variabel sind, und es nicht so leicht ist viele Paare auf einem und demselben Präparat zu finden als nötig wäre, um eine schöne Frequenzkurve zu bilden. Es ist auch nicht ratsam, die von verschiedenen Präparaten gelieferten Resultate zusammen zu vereinigen. In jeder Kultur sind die Bedingungen etwas verschieden, was auf die Größe der Gameten einen Einfluß haben kann; diese Vermutung

Tabelle I. Länge der Gameten: Mittelwerte und Moden.
(1 Unität = μ 1,31.)

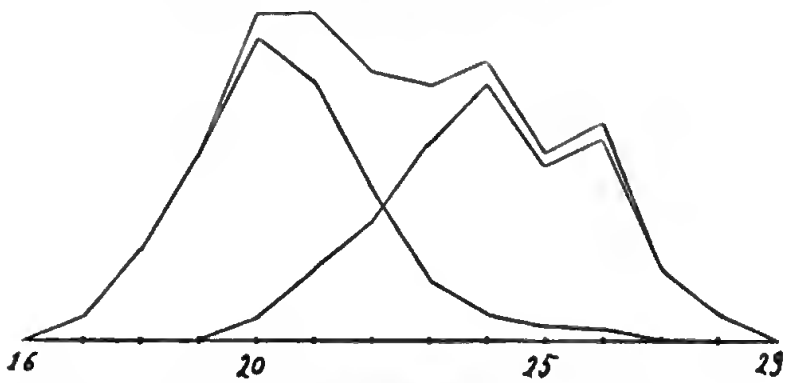
Serie	Paarenzahl	Mittel [1])	Differenz	Moden (einzelner Kurven) [1])	Differenz	Moden (der Gesamtkurve)	Differenz
1	47	26,57 22,78	3,79	26 23	3	26 23	3
2	11	26,54 22,72	3,8				
3	8	26 22,5	3,5				
4	60	23,3 19,66	3,64	23 20	3	23 20	3
5	13	24.84 20,92	3,92				
6	97	24,12 19,43	4,69	24 20	4	24 20	4
7	85	24,18 21,48	2,70	25 22	3	25 22	3
8	66	24,81 22,13	2,68	26 23	3	25 23	2
9	44	25,75 21,95	3,80	24 21	3	24 22	2

[1]) Die erste Zahl bezieht sich auf die rechten Gameten, die zweite auf die linken.

wird dann zur Sicherheit, mit der vergleichenden Beobachtnng der Resultate, die die verschiedenen Präparate geliefert haben, auch wenn man die Bedingungen der Nahrung, und des Epidemiestadiums so gut als möglich gleich gemacht hatte; man kann also dieses Ziel nicht vollständig erreichen. Um diese Schwierigkeit zu überwinden, wollte ich etwas größere Kulturen benutzen, mit vielen Deckgläsern am Boden. Es ist aber auch diesmal das Ziel nicht vollkommen erreicht worden, da reiche Epidemien unter diesen Verhältnissen nicht leicht zustande kommen. So habe ich schließlich Frequenzkurven mit wenigen Messungen angestellt; sie sind dafür nicht sehr regulär; eine Tatsache ist aber immer klar geworden: die Kurven der rechten Gameten allein, oder der linken, sind wesentlich unimodal; einige unwichtige maximale Werte können natürlich der Seltenheit der Messungen wegen hier und da vorkommen. Die aus der Vereinigung der beiden Kategorien von Gameten erhaltene Kurve ist



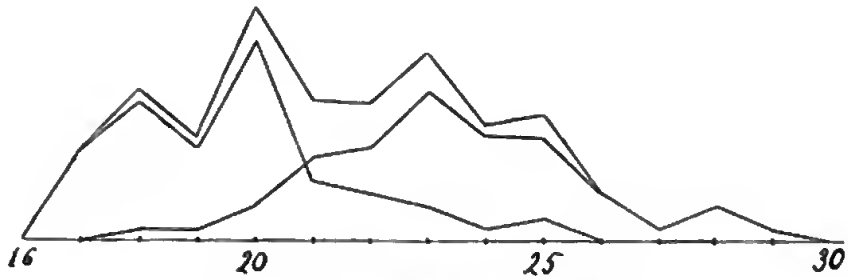
Kurve 1. Gametenlänge. Serie 4.



Kurve 2. Gametenlänge. Serie 6.

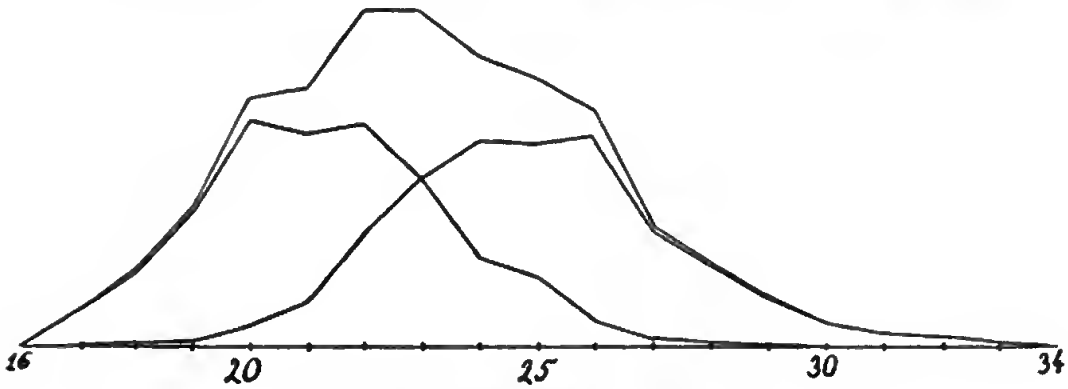
immer bimodal; ihre Moden sind ungefähr in denselben Orten vorhanden, wo sich diejenige der getrennten Kurven befinden. Das kann man sehen in den Kurven 1 und 2, und auch in der Kurve 3, die nicht so regulär wie gewöhnlich ist; ich habe sie hierher ge-

stellt, um zu zeigen, daß die Regel auch in den schlechtesten Fällen bestätigt ist. Resultiert nun eine Gesetzmäßigkeit aus verschiedenen Fällen, so besitzt die Beobachtung viel mehr Beweiskraft, als wenn sie aus einer einzigen Kurve hervorkäme, die mit allen vereinigten



Kurve 3. Gametenlänge. Serie 7.

Fällen gemacht worden wäre. Die Vereinigung aller Werte in einer Kurve ist übrigens, wie gesagt, nicht gestattet; man erhält ein ganz verschiedenes Resultat, als bei allen getrennt bearbeiteten Präparaten. So ist die Sammelkurve 4 nur unimodal; ein maximaler Wert, der in dem Mittel zwischen den Frequenzkurven der rechten resp. linken



Kurve 4. Gametenlänge. Serie 1—9.

Gameten entsteht. Die Sammelkurve und beide Komponenten besitzen keine echte Spitze, sondern eine maximale horizontale Linie, die für die Sammelkurve nur zwei Werte, für die Komponente drei Werte umfaßt; ein zweiwertiges Maximum kann entstehen, wenn das wirkliche Frequenzmaximum in einer mittleren Stellung liegt; ein dreiwertiges für eine solche Ursache hauptsächlich nicht; es bedeutet, daß die rechten Gameten zwischen 20—22 und die linken zwischen 24—26 zufällig gefunden werden können. Das ist gerade das Resultat, zu dem wir auch kommen, wenn wir die Kurven examinieren, die den verschiedenen Serien gehören. Bei einigen

beträgt in der Tat der Modus 20, bei anderen 21 oder 22 und resp. 24—26; die vereinigten Kurven sind die Summe von vielleicht ähnlichen, sicher etwas verschobenen Komponenten.

Man muß also für die Frequenzkurven verschiedene nicht vereinigte Präparate benutzen; nur wenn diese elementare Regel befolgt ist, haben wir den Beweis erbracht, daß eine Frequenzkurve der Länge der beiden Kategorien von Gameten dieselben Moden besitzt als beide aus rechten und linken Gameten unabhängig konstruierte Kurven.

Während der Conjugation existieren zwei Kategorien von Gameten, die ungleich groß sind; dieselben fallen mit denjenigen zusammen, die bis jetzt als rechte und linke Gameten bezeichnet wurden.

Die Messungen der Breite der Gameten haben manchmal dasselbe Resultat gegeben, manchmal nicht; es ist aber zu beachten, daß die Orientierung der beiden Gameten nicht ganz dieselbe ist, sondern der linke ist oft etwas gedreht, mit der Bauchseite nicht genau gegen das Deckglas gerichtet. So ist die gemessene Breite nicht tatsächlich dieselbe Dimension für beide Gameten. Die Länge ist von dieser Drehung unbeeinflußt, da der vordere Pol und der hintere immer praktisch genau auf derselben horizontalen Ebene liegen.

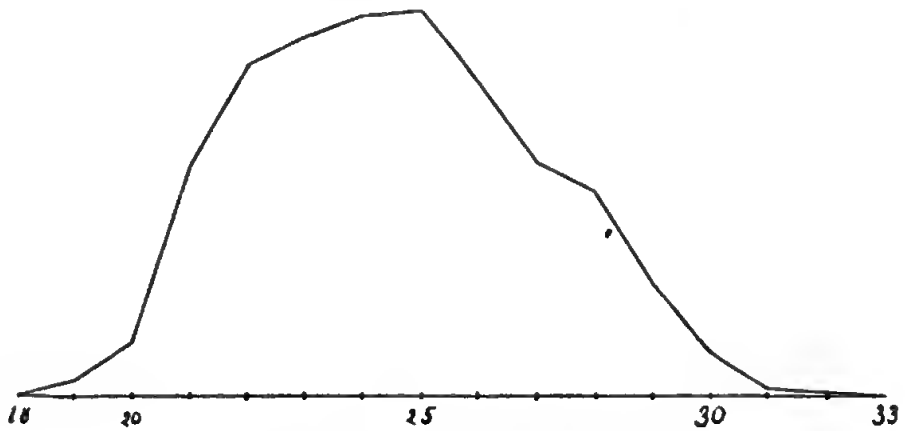
Wir haben jetzt noch auf eine Frage zu antworten: wir wissen bis jetzt nicht, ob die Kategorien, für deren Existenz der Beweis geliefert wurde, vor der Conjugation existieren oder von derselben verursacht sind. Mit anderen Worten, wir haben gar keinen Beweis geliefert über die Existenz einer echten sexuellen Differenzierung.

2. Frequenzkurven der Nichtconjuganten.

Diese Frage können wir mit anderen Mitteln studieren. Zuerst können wir die Paare genau beobachten, um zu bestimmen, ob man von einer Veränderung in der Größe reden kann; wir haben schon etwas in diesem Sinne bei den cytologischen Beobachtungen mitgeteilt; nun wollen wir der Frage ein metrisches Aussehen geben. Zweitens können wir die Gameten vor der Conjugation studieren und messen. Hier kommen einige Schwierigkeiten vor: die Gameten sind nicht von gewöhnlichen Individuen unterscheidbar; es ist daher nötig sie mit diesen zusammen zu studieren. Während des Laufes einer Epidemie habe ich oft mehrere Deckgläser in die Kultur gestellt, und jeden Tag ein einziges herausgenommen, bis zu dem Ende

der Epidemie. So ist man fast sicher, die Bedingungen der Kultur wenig zu verändern, im Verhältnis mit ihrer vollständigen Ruhe. Geben diese Beobachtungen die Versicherung, daß eine reiche Epidemie einmal noch vorhanden ist, so ist auch sicher, daß viele noch nicht conjugante Gameten etwas vorher in der Flüssigkeit gegenwärtig waren. Es wird natürlich auch in besonderen Betracht gezogen, daß in den Präparaten nicht nur alte Conjugationen, sondern auch viele der ersten Stadien vorhanden seien. Das habe ich in der Tat gemacht, und Messungen angestellt, mit solchen nicht-conjuganten Chilodonen, die Kulturen angehörten, welche in späteren Stunden und Tagen noch viele Conjugationen geliefert haben. Wenn eine Differenzierung in der Länge vor der Conjugation existiert, können die Frequenzkurven es uns sagen. Nämlich, wenn die nicht-conjuganten Chilodonen in den ersten Tagen einer reichlichen Epidemie gemessen werden, muß bei dem Fall der Präexistenz einer Klasse kleiner (entweder rechter und linker zusammen, oder nur linker) Gameten, die Frequenzkurve eine bimodale sein.

Die Versuche wurden in zwei verschiedenen Fällen gemacht, und die Resultate sind natürlich getrennt betrachtet worden. Die Stadien der Epidemie sind in beiden Fällen verschieden. Das eine Mal galt der Versuch dem ersten Erscheinen vieler Paare; das andere Mal hingegen, dem dritten Tage einer reichen Epidemie. Einige nicht prinzipielle Verschiedenheiten zwischen beiden Kurven sind wahrscheinlich diesen verschiedenen Bedingungen zuzuschreiben.

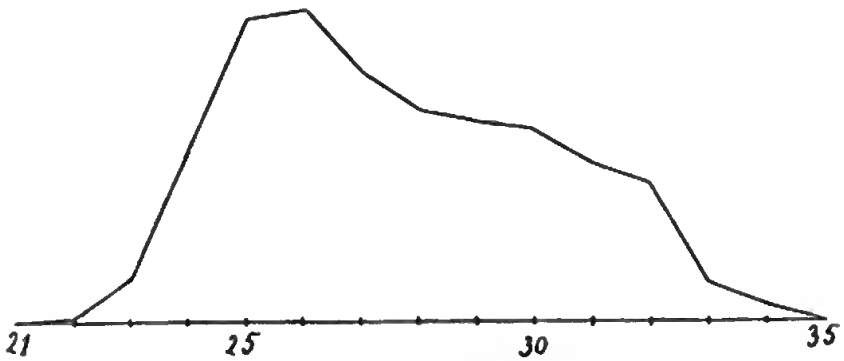


Kurve 5. Nichtconjugantenlänge.

Nun haben wir in beiden Kurven keine Bimodalität. Der Modus der zweiten besitzt den Wert 25, und der der ersten liegt zwischen 25 und 26, näher aber 26 (Kurven 5—6).

Eine solche Stellungsverschiedenheit hängt von der Tatsache ab, daß sich die zweite Kultur in einem mehr fortgesetzten Hungerzustande befand, als die erste; die Chilodonen sind natürlich, wenn nicht genährt, kleiner als bei guten Verhältnissen, und eine progressive Abnahme der Größe ist bei Hunger leicht zu beobachten, was gleicherweise für Conjnganten gilt.

Die Kurven 5 und 1 gehören demselben Präparat an, und ebenso die Kurven 6 und 2.



Kurve 6. Nichtconjugantenlänge.

Nun wollen wir die Kurven und die Tabelle I (S. 237) vergleichend betrachten.

Bei der Serie 6 besitzt der Modus der linken Gamete den Wert 20, bei der Serie 1 je 23; wir können uns den Vergleich mit den Kurven 5 nnd 6 machen. Bei der Kurve 6 (Serie 6) besitzt der Modus den Wert 25; der Wert 20 ist von ganz wenigen Individnen geliefert; der Aufstieg der Kurve hat kaum begonnen. Bei der Kurve 5, die der Serie 1 entspricht, sind die Gameten etwas größer (vgl. den Modus und das Mittel). Hier aber kommt eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit vor; die linke Seite der Kurve, die gewiß die noch nicht conjuganten Gameten enthält, ist sehr regulär und nicht sehr fern von einer Fehlerkurve. Die Frequenzzahlen betragen: 1 15 59 104 107, und konstruieren wir eine symmetrische Kurve mit den Werten 1 15 59 105 105 59 15 1, so können wir dieselbe leicht mit einer Fehlerkurve vergleichen. Die Koeffizienten von $(a+b)^7$, auf dieselbe Summe 180 reduziert, und in ganzen Zahlen ausgedrückt, liefern die Ordinaten: 3 19 59 98 98 59 13 3, nämlich eine Kurve die ziemlich gut der wirklichen Kurve entspricht, wenn die kleine Zahl der Messungen in Betracht gezogen wird. Sonst ist zu bedenken, daß oft bei biologischen Frequenzkurven eine Seite mit einer Fehlerkurve zusammenfällt, die andere hingegen nicht.

So haben wir bei Frequenzkurven der Nichtconjuganten, keine Spnr eines Modus oder anch nur einer Anfsteigung gefunden, im Verhältnis mit einer vermuteten kleinen Kategorie von Gameten, wenn eine solche schon vor der Conjugation tatsächlich existiert. Man kann auch bemerken, daß jeden Tag die Größe der Gameten etwas abnimmt; so sind gewiß die nichtconjuganten Gameten der Knrven 5 und 6 etwas kleiner als die Conjuganten, die in denselben Präparaten gemessen worden sind; der vermntete Modus, oder mindestens die vermutete Erhebung der Knrven 5 nnd 6 sollten so noch mehr links gefunden werden, wo die Kurven selbst noch mehr regelmäßig absteigend sind. —

Was endlich die Analogie der linken Seite der Kurve 6 mit einer Fehlerkurve betrifft, so ist sie eigentlich nie zu beobachten; es soll aber noch einmal erinnert werden, daß die Kultur schon seit zwei Tagen im Epidemiezustande war, und daß viele Exconjugante gegenwärtig waren; ich habe bei den Messungen, diejenigen, die als solche erkannt, vollständig ausgeschlossen; diejenige aber die schon ihre Kernvorgänge vervollständigt hatten, konnten als Exconjugante nicht angesprochen werden. Es ist wahrscheinlich besonders dieser Mischung die Unregelmäßigkeit der Kurve znzuschreiben.

Wir können also, aller Wahrscheinlichkeit nach, schließen: Die linken Gameten sind nicht als solche präformiert was die Größe betrifft. Ihre Kürze ist durch den Conjugationsvorgang vernrsacht. Unter den noch nicht conjuganten Gameten sind zwei für die Größe verschiedene Gametenklassen gar nicht zn unterscheiden.

3. Verkürzung der linken Gameten.

Das obige Resultat widerspricht natürlich nur scheinbar demjenigen, das das Studinm der Paare geliefert hatte. Die Form und Größe können in der Tat von einer asymmetrischen Paarung bei einer Klasse der Gameten verändert werden. Nnn wollen wir es metrisch stndieren.

Wir haben schon gesehen wie der linke Gamet in seinem vorderen Teil gekrümmt wird, wie es die Fig. 1 u. 3, wenn sorgfältig verglichen, gut zeigen können. Die Länge ist verkürzt, mindestens zeigt dieses die cytologische Beobachtung. Um eine weitere Probe zu liefern, habe ich 30 Paare mit dem Abbé-Zeichenapparat, bei der Vergrößerung von 2000 Diametern, gezeichnet; an den Figuren habe ich einige Messungen angestellt, die ihres kon-

stanten Resultates wegen, recht gut beweisend sein können, trotz der kleinen Zahl der betrachteten Fälle. Die unten zitierten Zahlen sind in mm ausgedrückt, so daß man sie durch 2000 dividieren muß, um die wahren Werte zu erhalten.

Die Länge liefert im Mittel 69,8 mm bei den rechten Gameten, und 54,8 bei den linken, was einer ziemlich großen Differenz von je 15 mm entspricht. — Die mit einem Kurvimeter gemachten Messungen des Umfanges liefern bei allen diesen Gameten ein Mittel von je 169,1 mm für den rechten und 141,3 für den linken Gameten; Differenz: 27,8 mm; das ist natürlich in vollständiger Übereinstimmung mit den Zahlen der Tabelle I und mit den der schon betrachteten Frequenzkurven. Sonst habe ich an 20 Paaren die Flächeninhalte der beiden Gameten gemessen. Der Mittelwert beträgt bei rechten Gameten je 1607, bei linken je 1285 qmm; Differenz: 322 qmm. — Dann, mit dem Begriff der vorderen Krümmung, habe ich einige Korrektionsmessungen angestellt. Ich habe einen Halbperimeter gemessen, dessen Grenzen nicht von den entsprechenden Punkten der Figuren, sondern von homologen bestimmt waren. Der hintere Punkt war mit dem hintersten der Figur zusammenfallend; eine kleine Tuberkel, die da liegt und die oft sichtbar ist, läßt die Bestimmung ziemlich leicht und genau anstellen. Was den vorderen Punkt betrifft — ich habe die Cilien mit in Betracht gezogen, nämlich den Mittelpunkt der Basis des präoralen Schopfes —, so variiert er bei beiden Gametenklassen. Wie Fig. 3 zeigt, liegt er sehr nahe der vorderen Extremität des Tieres bei rechten Gameten; bei linken hingegen ist er infolge der vorderen Verkrümmung etwas nach hinten verschoben. So wird der rechte Halbumfang (der linke in den Figuren) bei den linken Gameten vergrößert. Der Durchschnitt solcher Messungen hat ziemlich gleiche Zahlen ergeben, 8,6 mm bei den rechten, 8,4 mm bei den linken Gameten. Dieses Resultat, mit dem der ganzen Perimeter verglichen, ist sehr bedeutend.

Um die Wirkung der Biegung auf die Länge zu untersuchen, habe ich den Mittelpunkt des Mundes auf die Figuren gezeichnet; ich habe dann die Entfernung zwischen dem Mund und der vorderen Extremität des Körpers in der Richtung der längsten Achse gemessen; die erhaltenen Zahlen werden endlich aus den Längen, die vorher bestimmt waren, subtrahiert. So habe ich Werte erhalten, die der Länge von der hinteren Extremität bis an den Mund in der Richtung der längsten Achse des Körpers entsprechen. 45,6 für die rechten Gameten, 45,5 mm für die linken sind die erhaltenen Zahlen. Die direkten Messungen, nämlich die zwischen dem Mund und der

vorderen Extremität, liefern die Mittelwerte: 19,3 und 8,6 mm. So sieht man, daß der Unterschied in der Länge zwischen rechten und linken Gameten fast im ganzen dem vorderen Teil des Körpers zuzuschreiben ist.

Es ist aber zu bemerken, daß diese Messungen, so entsprechend der Voraussicht ihr Resultat auch sein kann, nur eine qualitative Bedeutung, keine quantitative besitzen können. Die Punkte, zwischen welchen die Messungen gemacht worden sind, können in keiner Weise fixe Orte darstellen, deren Abstände unbedingte Werte besitzen. Es ist sogar möglich, daß wegen der Biegung der vorderen Extremität die linke Wand, die so gekrümmt wird, auch etwas verlängert wird infolge einer Ausdehnung; dieses würde dann eine Ursache des hohen Wertes sein, den wir für den Halbumfang der linken Gameten gefunden haben. Sonst wissen wir gar nicht, wie sich der Mund bei seiner Wanderung zu der Conjugation verhalten soll; die Verschiedenheiten der Verschiebungen, welchen dieses Organ bei rechten und linken Gameten unterworfen ist, kann recht gut eine Fehlerursache darstellen bei den Messungen der Abstände von dem Mund zu der vorderen Extremität. In diesen und anderen Gründen liegt die Unmöglichkeit, eine genaue Darstellung der quantitativen Verkürzungen der linken Gameten mit diesen Methoden zu gewinnen. Es war auch unnötig, eine lange Reihe von Messungen in diesem Sinne vorzunehmen. Die Übereinstimmung aber zwischen den verschiedenen Messungen, die Konstanz der beobachteten Tatsachen bei allen studierten Individuen, geben uns die Sicherheit, daß die Conjugation eine asymmetrische Veränderung der Länge beider Gameten bewirkt; wenn diese Tatsache auch nur qualitativ in Betracht gezogen wird, so ist der beobachtete Unterschied zwischen beiden Conjuganten eines jeden Paares natürlich verkleinert; wir haben keinen Grund mehr, den Frequenzkurven der Conjuganten einen Wert zu geben, was die Größe der Gameten selbst *vor der Conjugation* betrifft. Alle die Resultate, betreffend die Messungen der Länge, stimmen also ganz und gar überein.

Es wäre interessant zu untersuchen, ob die konstatierte Verkürzung der linken Gameten während der Conjugation imstande sei, eine Zunahme der Dicke der Chilodonen zu bewirken; die Untersuchung ist aber nicht möglich, weil diese Dimension bei dem studierten Infusorium sehr wechselnd von Punkt zu Punkt ist, so daß in keiner Weise eine dreifache Messung möglich ist, die uns den Volumenbegriff geben kann, weder mit absoluten Werten, noch mit Zahlen, die diesen proportional sein können.

4. Größe des Macronucleus.

Ein indirektes Mittel besitzen wir, dasselbe Ziel zu erreichen. Die Größe des Macronncleus ist in der Tat als wenig oder absolut nicht beeinflußbar zu betrachten von der besonderen Bedingung, rechts oder links als Gamet zu fungieren. Wenn die Macronucleen einigen Veränderungen unterworfen sind, haben wir keinen Grund zu vermuten, daß es verschieden bei rechter und linker Kategorie geschehen soll. Infolgedessen habe ich die Länge des Macronucleus in 220 Paaren gemessen, deren Mittelwert für die rechten Gameten je 7,3, für die linken 6,6 beträgt. Die ziemlich verschiedenen Zahlen beweisen, daß der als kleiner erscheinende Gamet in der Tat etwas kleiner als der andere ist. Es ist hier eine Hypothese enthalten, nämlich daß der Größe der Macronncleen eine direkt korrelative Größe der ganzen Körper entspricht; eine solche Annahme ist ohne weiteres gestattet, trotzdem wir nicht versichern können, daß diese Korrelation den Wert einer Proportionalität erreichen kann. Wäre dies der Fall, dann hätten wir für die ganze Länge wie für die Macronncleen einen Mittelnnterschied zwischen rechten und linken Gameten von ca. 10 Proz.; der Unterschied zwischen den gemessenen Längen ist größer; es ist das leicht aus den Mittelzahlen der sechs ersten Serien (Tabelle I S. 234) zu verifizieren; das sind gerade dieselben Paare, die für die Macronucleusmessungen benutzt worden sind. Ein Vergleich zwischen den Moden derselben Paare bringt dasselbe Resultat.

Das entspricht auch genau dem Eindruck, den man von der direkten Beobachtnng empfängt; es scheint in der Tat, daß die linken Gameten etwas kleiner als die rechten sind. Wenn es ansnahmsweise möglich ist, ein Paar zu finden, wo — wie bei Fig. 1 gezeichnet — keine Verkürzung der vorderen Abteilung in der linken Gamete geschehen ist, so scheint der rechte noch immer ein wenig größer als der linke zn sein.

Von einer Seite, durch Ausführung von Korrektionsmessungen nämlich, haben wir beweisen können, daß die direkten Längenmessungen nicht der wirklichen Größe entsprechen, die vor der Conjugation die Gameten aufwiesen; während dieser Untersuchung, der leider nur eine qualitative Bedeutung zuzuschreiben war, war es andererseits möglich, mittels der Macronucleusmessungen eine wirkliche konstitntive Verschiedenheit in der Größe beider Kategorien von Gameten zu beweisen; der Unterschied, der mit direkter Messnng konstatiert ist, beträgt also einen zu hohen Wert; ein Unterschied existiert, wenn auch kleiner, doch in demselben Sinne. Der Con-

jugationsakt bewirkt also eine Znnahme des konstitutiven Unterschiedes der Gameten.

Diesen Schluß möchte ich nicht vorbeigehen lassen, ohne daß ich noch einmal betone, daß eine solche Tatsache in keiner Weise die Präexistenz beider Kategorien von Gameten bedeutet; wir haben nur die Tatsache vor uns, daß sich von zwei zufällig ungleich großen Gameten der größte rechts, der kleinere links stellt.

5. Wiederconjugation, statistisch betrachtet.

Die Begründung unseres Schlusses ist noch nicht beendet. Die Wiederconjuganten liefern, statistisch betrachtet, neue wichtige Tatsachen.

Wir finden in der Tat öfter den rechten Gameten als Wiederconjngant, im Verhältnis zu den anderen möglichen Fällen; wir finden ferner öfter beide Gameten in solcher merkwürdigen Bedingung als nur das linke. In den Präparaten der Serien 7—9, sind insgesamt 23 Paare zn zählen, in welchen ein oder beide Gameten wiederconjugant sind; 13 Paare zwischen einem rechten Wiederconjnganten Gameten und einem linken gewöhnlichen; 6 Paare zwischen zwei Wiederconjnganten und nur 2 Fälle zwischen einem linken Wiederconjnganten nnd einem rechten gewöhnlichen Gamet.

Diese Seltenheit des letzten Falles kann natürlich nicht zufällig sein. Wollten wir die Hypothese aufstellen, daß rechte sowie linke Gameten vorher schon gebildete Kategorien darstellen, so wäre das Resultat ganz unverständlich. Andererseits ist es sehr leicht zn verstehen mit unserer schon viel diskntierten Annahme, daß beide Kategorien nicht vorgebildet sind; es stellt nämlich die neue Tatsache eine nene Bestätigung derselben dar.

Wir müssen nur an die Tatsache erinnern, die das cytologische Stndium dargestellt hat, nämlich die Vergrößerung der Exconjuganten. Daß sie sich hier wieder in denselben Bedingungen befinden, geht aus den Messungen der oben citierten Paare hervor, die für die Wiederconjugante einen Mittelwert liefern, der ziemlich größer als gewöhnlich ist. Bei rechten Wiederconjnganten beträgt die Länge je 28,4 (Mittelwert), indem die entsprechenden Werte für die ganzen Serien zwischen 24,2 und 25,7 liegen; bei linken Wiederconjuganten beträgt sie je 23,1, anstatt 21,4—22,1 (vgl. Tabelle I S. 234). Wenn sich also ein Exconjugant in der Bedingung befindet, wieder dem Conjugationsvorgang unterworfen zu werden, nnd er

einem gewöhnlichen Gamet begegnet ist, so ist aller Wahrscheinlichkeit nach der Exconjugant der größte; nur ganz selten wird der entgegengesetzte Fall vorkommen; da nun der größte Gamet im allgemeinen die rechte Stellung für sich einnimmt, so ist schwer für einen Wiederconjuganten die linke Stellung zu besetzen; wir denken, daß dies der einzige Grund ist, daß linke Wiederconjugante mit rechten normalen Gameten ganz selten gepaart erscheinen, im Verhältnisse zu dem entgegengesetzten Falle. Man konnte ja dieses Resultat ganz gut voraussehen; eine neue Tatsache führt uns so zu dem unvermeidlichen Schluß, daß eine Bestimmung, rechte oder linke Gameten zu werden, nicht existiert: es ist die Stellung eine Konsequenz des zufälligen Größenverhältnisses zwischen zwei gleichwertigen Gameten.

6. Homogamische Korrelation.

PEARL's Resultat, daß bei der Conjugation der Paramaecien ein hoher Grad homogamischer Korrelation existiert, habe ich für *Chilodon* nachzuprüfen versucht; mein eigenes Ergebnis ist von dem seinigen ziemlich verschieden.

Um einen guten Begriff der Homogamie zu gewinnen, habe ich das Mittel der wirklichen Unterschiede beider Gameten der einzelnen Paare gesucht, und dann denselben Wert für die zufällig vereinigten Paare berechnet; das Verhältnis zwischen diesem theoretischen Wert und dem ersten bedeutet denn, wie viele Male kleiner der wirkliche Mittelunterschied zwischen den Längen beider Gameten als der theoretische ist; wir haben so einen Wert vor uns, der eine hohe intuitive Bedeutung besitzt; da bedeutet Homogamie die Vereinigung der ähnlichen Individuen untereinander, kein anderes Koeffizient kann dieselbe so klar darstellen wie dieses. Die verschiedenen Serien sind natürlich getrennt benutzt worden.

Handelte es sich um zwei Reihen von Messungen aus verschiedenen Organen oder Charakteren derselben Individuen herausgenommen, so würden die Verhältnisse zwischen beiden Werten ein höheres Interesse haben als die Differenzen. Wir hätten dann zwischen dem theoretischen Mittelverhältnis und dem wirklichen Wert, noch das Verhältnis gemacht.

a) Methoden.

Wir wollen kurz die Frage algebraisch betrachten, um zu beweisen, daß die Formeln die man praktisch benutzen muß, ziemlich

einfach und bequem sind. Wir fangen mit unserem Falle an. Die wirkliche Mitteldifferenz wird leicht berechnet als das arythmetische Mittel zwischen den einzelnen Differenzen aller Paare. Was die theoretische Mitteldifferenz betrifft, so ist zuerst zu bemerken, daß die Paare in allen möglichen Weisen kombiniert werden müssen, ohne voranszusetzen, daß die rechten Gameten immer rechts, die linken links gestellt werden müssen. Die Gameten seien mit

$$a_1\ a_2\ a_3 \ldots\ldots a_n$$

bezeichnet; wir wollen ihre Differenzen summieren, unter der Voraussetzung, sie schon so geordnet zu haben, daß $a_1\ a_2\ a_3 \ldots\ldots a_n$ eine abnehmende Reihe bilden. Der Kürze wegen wollen wir nur 4 Gameten als Beispiel betrachten.

Alle möglichen Kombinationen dieser Gameten — einfache Kombinationen im mathematischen Sinne — sind folgende:

$$\begin{array}{lll} a_1 - a_2 & & \\ a_1 - a_3 & a_2 - a_3 & \\ a_1 - a_4 & a_2 - a_4 & a_3 - a_4 \\ \hline 3a_1 - (a_2 + a_3 + a_4) & + 2a_2 - (a_3 + a_4) & + a_3 - a_4 \end{array}$$

Die in der letzten Linie berechnete Summe aller absoluten Differenzen der möglichen Paare ist dann zu rednzieren und wird $3a + a_2 - a_3 - 3a_4$, für den allgemeinen Fall also:

$$(n-1)a_1 + (n-3)a_2 + (n-5)a_3 \ldots a_{\frac{n}{2}} - a_{\frac{n}{2}+1} - 3a_{\frac{n}{2}+3} - 5a_{\frac{n}{2}+5} \ldots (n-1)a_n$$

Wenn aber einige Gameten die gleiche Größe besitzen, also einige „a" untereinander gleich sind, so schreibt man in gleichen Fällen diesen denselben Buchstaben zu und bezeichnet als „f" die entsprechende Frequenz. Die Formel wird praktisch bequemer, wenn die gesamte Zahl der Messungen durch 2 dividiert wird (sie ist eine gerade Zahl), nach der Anordnung in einer Reihe abnehmender Werte; man bildet zwei große Klassen, der größeren nnd der kleineren Werte, die eine gleiche Zahl von Fällen enthalten. In der Klasse der großen Werte sind die verschiedenen Werte — in zunehmender Anordnung — als $a_1\ a_2\ a_3$ .. zu bezeichnen, und die entsprechenden Frequenzen als $f_1\ f_2\ f_3$ ..; in der anderen Klasse die in abnehmender Anordnung betrachteten Werte als $\alpha_1\ \alpha_2\ \alpha_3 \ldots$ und die Frequenzen als $\varphi_1\ \varphi_2\ \varphi_3 \ldots$ Es kann natürlich $a_1 = \alpha_1$ sein, da die Grenze zwischen beiden Klassen so bestimmt ist, daß eine gleiche Zahl von a-Fällen (nicht von a-Werten!) in jeder vorhanden sei.

Es wird dann mit einer einfachen Berechnung die erste Formel in die folgende umgewandelt:

$$f_1\,{}^2a_1 + (2f_1 + f_2) f_2\, a_2 + (2f_4 + 2f_2 + f_3) f_3\, a_3 + \ldots .$$
$$+ (2f_1 + 2f_2 \ldots + 2f_{\frac{n}{2}-1} + \ldots + f_{\frac{n}{2}}) f_{\frac{n}{2}}\, a_{\frac{n}{2}} -$$
$$\left[\varphi_1\,{}^2\alpha_1 + (2\varphi_1 + \varphi_2)\varphi_2\,\alpha_2 + \ldots + (2\varphi_1 + \ldots \varphi_{\frac{n}{2}})\,\varphi_{\frac{n}{2}}\,\alpha_{\frac{n}{2}}\right]$$

Hier haben wir die einfacheren Ausdrücke nicht gegeben, sondern die praktisch bequemeren. Diese Snmme, mit $\frac{n(n-1)}{2}$ dividiert, liefert den gewünschten Wert.

Die Berechnung ist viel einfacher, wenn zwei Klassen — z. B. von Gameten — schon in der Voraussetzung bestimmt sind. Sind die Werte der beiden Reihen respektiv:

$$a_1\, a_2\, a_3 \ldots \text{ und } \alpha_1\, \alpha_2\, \alpha_3 \ldots$$

so ist, wenn kein Wert wiederholt ist, die Summe der Differenzen zwischen allen zufälligen Paarungen:

$$\begin{array}{ccc} a_1 - \alpha_1 & a_2 - \alpha_1 & a_3 - \alpha_1 \\ a_1 - \alpha_2 & a_2 - \alpha_2 & a_3 - \alpha_2 \\ a_1 - \alpha_3 & a_2 - \alpha_3 & a_3 - \alpha_3 \\ \hline 3(a_1 + a_2 + a_3) & - & 3(\alpha_1 + \alpha_2 + \alpha_3) \end{array}$$

oder, wenn einige Werte wiederholt sind (es sei dann die Frequenz von $a_1\, a_2\, a_3 \ldots$ mit $f_1\, f_2\, f_3 \ldots$ und die von $\alpha_1\, \alpha_2\, \alpha_3$ mit $\varphi_1\, \varphi_2\, \varphi_3$ bezeichnet):

$$n[\Sigma(af) - \Sigma(\alpha\varphi)]$$

Die möglichen Fälle sind nun n^2 (n bedeutet die Zahl der Paare von Messungen), dann ist der theoretische Mittelwert:

$$\frac{\Sigma(af) - \Sigma(\alpha\varphi)}{n}$$

Wenn wir dieselbe Rechnung für die Verhältnisse wiederholen, noch in der Voraussetzung, daß die Klassen der Messungen getrennt sind, so erhalten wir als Summe:

$$\begin{array}{ccc} a_1 : \alpha_1 & a_1 : \alpha_2 & a_1 : \alpha_3 \\ a_2 : \alpha_1 & a_2 : \alpha_2 & a_2 : \alpha_3 \\ a_3 : \alpha_1 & a_3 : \alpha_2 & a_3 : \alpha_3 \\ \hline (a_1 + a_2 + a_3) : \alpha_1 & + & (a_1 + a_2 + a_3) : \alpha_2 + (a_1 + a_2 + a_3) : \alpha_3 \end{array}$$

Ist die Zahl der möglichen Paare wie vorher n^2, dann wird der theoretische Mittelwert:

$$\frac{\Sigma(af)\,\Sigma\frac{\varphi}{\alpha}}{n^2}$$

Digitized by Google

Das Verhältnis zwischen diesem Wert und dem arythmetischen Mittel der wirklichen Verhältnisse bedeutet, wie viele Male das wirkliche Mittelverhältnis größer oder kleiner als das theoretische ist.

Alle diese Koeffizienten werden gleich, wenn die Korrelation ganz fehlt, größer für die direkte, kleiner für die inverse Korrelation.

b) Anwendungen und Resultate.

In meinem Fall war es nötig, die Veränderung der Länge der linken Gameten zu berechnen. So habe ich zuerst dieser Abnahme zwei verschiedene Werte zugegeben, zwischen welchen der wirkliche Wert sicher enthalten ist; ich habe dann die direkten Werte der Messungen, was die linken Gameten betrifft, zu einer solchen Größe vermehrt und die so erhaltenen Zahlen zusammen mit den nicht korrigierten Werten der rechten Gameten betrachtet. Ich habe natürlich in dieser Weise die ganze Berechnung zweimal gemacht, für die verschiedenen Werte, die der Korrektion zugeschrieben worden sind; die Korrelationswerte, die bei diesen Berechnungen resultiert sind, sind im allgemeinen für beide Korrektionszahlen ziemlich gleich.

Die Korrektionszahlen, die ich benutzt habe, sind resp. 2 und 3 Unitäten. Es ist nicht schwer zu beweisen, daß die Verkürzung tatsächlich zwischen diesen extremen Werten liegt. Wenn die Frequenzkurve der linken Gameten rechts verschoben wird, kann es geschehen, daß die Sammelkurve eine unimodale wird; dieses Ziel ist nicht mit einer Verschiebung einer Unität zu erreichen, oder nur ausnahmsweise; 2 Unitäten sind genug, aber die Sammelkurve wird mit einer Verschiebung von 3 Unitäten im allgemeinen mehr symmetrisch und regulär. So erhält man z. B. bei der Kurve der Serie 6 mit einer solchen Verschiebung folgende Frequenzwerte:

1 0 5 5 9 13 24 13 12 8 3 1 1.

Dieselben sind augenscheinlich ziemlich symmetrisch gegen 24 und das ist auch zu bemerken, nicht sehr fern von einer Fehlerkurve, die mit den Koeffizienten von $(a+b)^{12}$ berechnet werden kann. Man hat so folgende Zahlen (anf dieselbe Summe redneziert):

0,01 0,2 1 4 8 15 19 15 8 4 1 0,2 0,01.

Es ist natürlich keine bessere Übereinstimmung zu erwarten mit der relativ kleinen Zahl der Messungen.

In anderen Fällen ist aber eine solche Verschiebung zu groß, wie es klar gemacht wird, von der Erscheinung einer Bimodalität,

nachdem die Sammelkurve unimodal war, für eine kleinere Verschiebung (von 2 Unitäten); man hat so augenscheinlich die Stellnng überschritten, wo die linken Gameten derjenigen Größe als reduziert zu betrachten sind, die sie vor der Conjngation besaßen. Anch wenn die Mittelwerte der Macronucleuslänge in Betracht gezogen werden nnd man die Gesamtlänge des Individuums als ungefähr proportional derjenigen des Macronucleus annimmt, ist der Korrektionswert berechenbar: der Macronucleus ist um $^1/_{10}$ größer in den rechten als in den linken Gameten; gibt es auch für die Länge denselben Fall, so muß das Mittel der Messnngen der rechten Gameten um $^1/_{10}$ größer sein als das der linken; ist der Unterschied größer, so bedentet das, daß eine Verkürzung bei den linken stattgefunden hat. Der Wert, der so erreicht ist, beträgt um 2, aber natürlich ist dieser letzten Berechnung ein minderer Wert zuzuschreiben als den früheren, da von einer direkten Proportionalität zwischen Macronuclens- und Körperlänge im mathematischeu Sinne natürlich keine Rede ist.

Mit dieser Erörterung haben wir ohne weiteres angenommen, daß die Körperverkürzung — sei sie als 2 oder als 3 zu berechnen — in allen Individuen gleich ist. Das entspricht natürlich nicht genau den wirklichen Bedingungen, wenn besonders solche Paare betrachtet werden, wie Fig. 1 zeigt, bei welchen die linken Gameten fast noch nicht gebogen sind. Aber diese Fälle sind ganz selten, so daß wahrscheinlich keiner oder meistens nur einer in einer Serie vorhanden sein kann. Sobald die Conjugation angefaugen ist, besitzt die Biegung nngefähr dasselbe cytologische Aussehen wie bei den letzten Stadien. So machen wir mit unserer Annahme einen Fehler den wir vollständig übergehen dürfen.

In betreff der Resnltate ist Tabelle II durchzusehen. Die Zahlen sind fast genau in zwei Kategorien unterscheidbar, die ersten Serien zeigen keine Korrelatiou, die letzte dagegeu doch; es ist nnr die Serie 2 ausznschließen, die aber einen ganz zu vernachlässigenden Wert besitzt, indem sie nur 11 Paare enthält. Sonst besitzen die anderen Serien, auch die 6., Korrelatiouszahlen, die um 1 liegen, entweder etwas mehr oder etwas minder. Die drei letzten Serien besitzen im Gegenteil eine homogamische Korrelation. Der Unterschied, der natürlich nicht als zufällig zu betrachten ist, ist mit Bedingungsunterschieden zn vergleicheu. Die drei letzten Serien sind aus den letzten Tagen der Epidemien bearbeitet, die letzte (9.) besonders gehört dem Ende einer Epidemie an. — Im Präparat der Serie 7 habe ich viele Nichtconjuganten in Betracht

gezogen, um zu untersuchen, wie viele Exconjuganten da vorhanden sind; 192 beobachtete Individuen enthalten 113 Exconjugante, die einen sich bildenden Macronucleus besitzen; sonst haben 12 Individuen zwei Micronucleen; sie stammen fast alle von Conjuganten her. Es bleiben nur ca. 70 Individuen, die keine Spur einer Conjugation zeigen. In allen 7—9 Serien sind, wie schon an anderer Stelle

Tabelle II.
Homogamische Correlation.

Serie	Paarenzahl	Theoretische Mitteldifferenz [1])	Wirkliche Mitteldifferenz [1])	Verhältnis zwischen der theoretischen und der wirklichen [1])
1	47	2,45 1,64	2,38 1,80	1,08 0,89
2	11	2,72 2,56	1,81 1,36	(1,50) (1,88)
3	8	1,75 1,53	1,75 1,50	(1) (1,02)
4	60	2,53 2,37	2,38 2,08	1,06 1,16
5	13	1,86 1,65	2 1,53	0,93 1,07
6	97	2,06 1,86	2,13 1,66	0,97 1,12
7	85	2,49 2,32	2,30 1,89	1,08 1,22
8	66	2,69 2,61	2,03 1,84	1,32 1,42
9	44	2,65 2,58	1,99 1,72	1,33 1,50
7bis	76	2,42 2,26	2,21 1,84	1,09 1,22
8 bis	61	2,38 2,28	1,98 1,78	1,20 1,28
9 bis	37	2,19 2,09	1,70 1,43	1,28 1,46

[1]) Die erste Zahl betrifft den Fall, daß eine Korrektur von je 2 für die linke Gamete eingeführt ist; der zweite eine von je 3.

gesagt. Wiederconjugationen vorhanden; werden dieselben aus der Berechnung der Conjugation ausgeschlossen, so werden die Korrelationswerte ein wenig herabgesetzt, wie es die unter Serie 7 bis—9 bis registrierten Zahlen zeigen können. Wir haben so den Beweis gegeben, daß die homogamische Korrelation von der Anwesenheit der Wiederconjnganten mindestens zum Teil abhängt. Wenn aber erwogen wird, daß die Wiederconjuganten nur erkennbar sind, wenn sie vor der Wiederconjugation noch nicht ihre Umwandlung geendet haben, und daß die meisten Individuen der betrachteten Serien exconjugant sind, so muß man schließen, daß viele Wiederconjugationen in den letzten Serien vorhanden sind, viel mehr als man direkt erkennen kann. In der Tat, die ersten Serien, die keine Wiederconjugationen besitzen, zeigen auch keine Korrelation. Was die Stadien der Conjugation betrifft, so ist zu bemerken, daß alle Stadien in den Präparaten vorhanden sind; bei allen Serien besteht hier kein Unterschied.

Zur Kontrolle habe ich den Korrelationskoeffizient mit der von BENINI dargelegten Methode (S. 200) für die Serien 6 und 8 berechnet, bei der Hypothese, daß die Verkürzung der linken Gamete gleich 2 sei. Die Paare waren nicht für die Berechnung so geordnet, daß die rechten Gameten eine Reihe und die linken die andere Reihe bildeten, sondern so, daß alternativ ein rechter und ein linker eine Reihe, und der entsprechende linke und rechte die andere Reihe bildeten; so ist die Rechnung ausgeführt, wie wenn kein Kategorienunterschied zwischen rechten und linken Gameten besteht. Die Serie 6 hat einen Koeffizient geliefert, der praktisch gleich 0 ist, und die Serie 8 den Wert 0.4. Das bedeutet, daß für eine Entfernung von 1, bei einem Gamet vom dem Mittelwert (aller zusammen betrachteten Gameten), keine Entfernung von dem Mittel bei der Serie 6 in dem Gegengamet zu erwarten ist; bei der Serie 8 hingegen eine solche von 0.4. Die Resultate sind also mit den schon erhaltenen übereinstimmend.

Was den Teil, den die Wiederconjnganten bei der Korrelation nehmen, betrifft, so ist anch zu bemerken, daß die relativ große Zahl der Wiederconjnganten die untereinander gepaart sind, nur mit der Annahme erklärbar ist, daß sie untereinander besser und leichter gepaart werden können, als mit gewöhnlichen Individnen. Diese Art Homogamie führt dann eine homogamische Korrelation ein bezüglich der Länge, weil die Exconjuganten ziemlich größer als die gewöhnlichen Individuen sind — wenn sie nicht selbst von einer Längehomogamie verursacht ist.

Warum sind nun meine Ergebnisse von denjenigen PEARL's an

Paramaecium verschieden? Er hat nämlich dieselbe Berechnung gemacht, wie ich sie nach ihm über theoretische und wirkliche Mittelwerte angestellt habe. Er hat ein konstantes Resultat gefunden, nämlich daß die wirkliche Mitteldifferenz zwischen Conjuganten bei *Paramaecium* 2—3 mal kleiner als die theoretische ist. Leider können wir keinen vollständigen Vergleich ziehen, da in Pearl's Untersuchungen die Stadien der Epidemie nicht ausgesprochen sind (die vollständige Arbeit von Pearl ist aber noch nicht erschienen). Es wäre interessant kennen zu lernen, ob auch bei *Paramaecium* diese Bedingung eine entscheidende Wichtigkeit besitzt, wie bei *Chilodon*, ob nämlich auch bei *Paramaecium* Wiederconjugationen möglich sind, wenn auch nicht in dem scharfen Sinne wie bei *Chilodon*.

Was denn unsere Versuche an *Chilodon* betrifft, so kommen wir zu dem Schluß: es existiert keine homogamische Korrelation während der ersten Tage der Epidemie, eine solche erscheint aber in den letzten Tagen; sie hängt — zum Teil gewiß, vielleicht auch vollständig — von den Wiederconjuganten ab.

VI. Hemisexe und ihre phylogenetische Bedeutung.

Die gemachten Untersuchungen beweisen die Abwesenheit von zwei Kategorien von Gameten — was die Länge betrifft — bei *Chilodon*, vor der Conjugation. Andererseits sind die Gameten, die rechts stehen, größer als die linken, und waren auch größer vor der Conjugation (Macronucleusmessungen). Das bedeutet, daß die rechte oder linke Stellung keiner konstitutiven Eigentümlichkeit der Gameten entspricht, sondern nur der Tatsache, daß zwei einander begegnete Gameten so gepaart werden, daß der größere rechts steht.

Wollen wir eine sexuelle Differenzierung bei *Chilodon* annehmen, dann sind zwei Fälle möglich: entweder entspricht der sexuelle Unterschied demjenigen von rechten und linken Gameten, es liegt nämlich immer ein Geschlecht rechts, das andere links, — oder nicht. Im dem ersten Falle würden wir zu dem Schluß kommen, daß rechte und linke Gameten schon vor der Conjugation bestimmt waren, in dem Sinne daß kein Gamet, der tatsächlich rechts steht,

links stehen könnte. Das widerspricht dem vorigen Schluß und ist daher auszuschließen. — Bei der entgegengesetzten Hypothese hätten wir ein biologisch unmögliches Phänomen vor uns: rechte und linke Gameten, diese zwei Kategorien, die so sehr durch geschlechtsähnliche Charaktere verschieden sind, sollten weibliche und männliche Individuen ohne Regel enthalten. Auch dieser Fall ist augenscheinlich auszuschließen.

So ist es bewiesen, daß eine sexuelle Differenzierung bei *Chilodon* eigentlich nicht existiert.

Dieses Ergebnis führt uns zu einigen allgemeinen Betrachtungen über den Wert, der den rechten und linken Gameten, von einem phylogenetischen Gesichtspunkt, zuzuschreiben ist.

Wir wollen aber zuerst einen wichtigen Unterschied klar machen, der zwischen verschiedenen Sexualitäten bei Protisten besteht. Es gibt Gregarinen, Flagellaten usw., bei welchen die zur Begattung bestimmten Zellen nach der Chromosomenreduktion gepaart werden; sie sind den Spermatozoen resp. den Eiern der Metaphyten und Metazoen vergleichbar; in vielen Fällen ist die weibliche Geschlechtszelle, wie gesagt, als ein reduziertes Ei zu betrachten; in anderen Fällen ist die Frage noch nicht mit Sicherheit geklärt, ob entweder die Reduktion schon stattgefunden oder nicht. Wir wollen daher unsere Aufmerksamkeit besonders den männlichen Geschlechtszellen schenken. Wir begegnen oft interessanten Verschiedenheiten: so ist z. B. bei *Adelea mesnili* (PÉREZ 1903) der männliche Gamet schon reduziert, nämlich ein Spermatozoon. Bei anderen ähnlichen Arten — *Adelea ovata* (SIEDLECKI 1899), *Klossia helicina* (LAVÉRAN 1898) usw. — wird der Gamet erst dann reduziert, wenn er mit einem weiblichen Gamet zusammengetroffen ist. Es bilden sich 4 Zellen, deren eine zur Copulation bestimmt ist. Bei *Adelea ovata*, die PÉREZ studiert hat, ist aber manchmal auch der zweite Fall möglich. Auch in diesem extremen zweiten Fall bilden sich immer 4 männliche Zellen bei der Reduktion, und dasselbe gilt wahrscheinlich auch für weibliche Gameten, überall mindestens in dem Sinne einer Polkörperchenbildung.

Bei den Infusorien hingegen, bei den Infusorien allein, ist die Sache ganz verschieden: sei es daß die Befruchtung zweifach oder einfach (Vorticelliden) ist, die Sexualzellen sind vor ihrer Vereinigung gar nicht reduziert und die Reduktion führt in keiner Weise zu einer Zellenbildung, sondern nur zu einer Nucleenbildung. Wenn wir also als Microgamete und Macrogamete die Geschlechtszellen der

Vorticelliden bezeichnen wollen, so ist es nicht möglich, dieselben Namen für diejenigen der anderen Protisten anzuwenden; es handelt sich um echte Spermatozoen und Eier; nur bei den Fällen, die dem von *Adelea ovata* usw. ähnlich sind, werden die männlichen Geschlechtszellen als (zweiter Ordnung) Spermatocyte zu betrachten sein.

Nur bei dieser Unterscheidung kann man die phylogenetischen Verhältnisse der verschiedenen Reproduktionsarten klar machen. Es scheint mir, daß dieselbe in erste Linie zu bringen ist, und daß man nicht alle die männlichen Sexualzellen der Protisten indifferent mit den Namen von Spermatozoen oder Microgameten bezeichnen darf, wie es auch bei einem interessanten Artikel von Hartmann (04) der Fall ist.

Es wird so ganz klar, daß die sexuelle Differenzierung der Vorticelliden unabhängig von der aller anderen lebendigen Organismen zu betrachten ist, der sie nicht vollständig entspricht, indem sie vielmehr mit der Isogamie der anderen Ciliaten verbunden ist. Die allgemeine Verwandtschaft der Vorticelliden mit den Ciliaten in bezug auf die anderen morphologischen Charaktere, die wahrscheinliche Ableitung derselben von isogamen Ciliaten, wie sie unabhängig von der Kenntnis der sexuellen Verhältnisse behauptet werden kann, bringen uns übereinstimmend zu dem Schluß, daß die Sexualität poliphyletisch entstanden ist, mindestens was die Vorticelliden und die anderen anisogamen Organismen betrifft. So werden wir in den folgenden Betrachtungen den phylogenetischen Ursprung der Sexualität bei Infusorien besprechen, was natürlich nicht ohne weiteres zu dem Schluß bringt, daß derselbe Vorgang auch bei anderen Organismen stattgefunden habe. Wenn aber der fragliche Vorgang als von allgemeiner Natur aufzufassen ist, dann wird unser Schluß aller Wahrscheinlichkeit nach auch auf die anderen Organismen ausdehnbar werden. Nun kehren wir zu den *Chilodon*-Verhältnissen zurück.

Hier haben wir, in dem Reiche der Isogamie, zwei Kategorien von Gameten unterscheiden können, die nicht vorgebildet, sondern infolge der Conjugation gebildet sind; wir wollen diese Kategorien als „Hemisexe" bezeichnen, indem wir als „weibliches Halbgeschlecht" die rechten Gameten, als „männliches" die linken betrachten wollen. Es liegt hier nicht nur eine Definitionsfrage vor, da wir bewiesen haben, daß die rechten Gameten größer sind und dieselbe Präzedenz der Conjugationsstadien zeigen, wie es bei Vorticelliden für die Macrogameten der Fall ist.

Von einer echten geschlechtlichen Differenzierung würden wir

gewiß sprechen, wenn alle die beobachteten Verschiedenheiten zwischen halbmännlichen und halbweiblichen Gameten vorgebildet wären: die verschiedene Stellung der Teile an der vorderen Extremität des Körpers, die verschiedene Abteilung, mit welcher sich beide Gameten vereinigen nnd durch welche der Durchgang der Befrnchtungskerne stattfindet; die verschiedene Stellungswechselung des Schlundapparates, sonst die konstante rechte oder linke Stellung würden, wenn sie vorgebildet nnd vorbestimmt wären, einen ziemlich wichtigen Dimorphismns darstellen. Es ist aber bei sexueller Differenzierung nicht die Größe der Verschiedenheiten wichtig sondern die Grundtatsache, daß zwei Kategorien von Individuen existieren, die sexnell fertig sind, zwischen welchen aber keine Befrnchtnng stattfinden kann, wenn zwei Individnen einer und derselben Kategorie vereinigt werden. Es ist aber klar, daß der Dimorphismus nnd die sexuellen Kategorien untereinander abhängige Dinge sind, oder auch, daß die Befruchtnngsnnfähigkeit der Individuen einer Kategorie untereinander von dem fehlenden Dimorphismus abhängt. So sind wir gewöhnt, die sexuelle Differenziernng als die Ursache der Befruchtnng bei sexuell differenzierten Organismen zu betrachten. Nun haben wir eine entgegengesetzte Tatsache vor nns, nämlich einen Fall, wo die Differenzierung als Wirknng des Befruchtungsaktes erscheint. Eine teleologische Anffassnng — die Differenzierung ist für die Befruchtung gebildet — ist ganz nnmöglich. Hemisexe führen nns zu der Lösung eines großen Geheimnisses — der phylogenetische Ursprung der Sexualität —, wenn auch angenblicklich unsere Induktionen notwendigerweise als etwas hypothetisch zu betrachten sind. Welche Ursprungsfrage ist übrigens mit derselben Sicherheit gelöst, mit welcher eine aktuelle Frage behandelt und gelöst werden kann?

Wir sehen also, daß in phylogenetisch einfacheren Organismen, die. was die sexuelle Differenziernng betrifft, gewiß ein früheres Stadinm darstellen, eine Differenzierung infolge der Conjugation. nicht vor derselben entsteht. Die Zeitordnung ist in Verhältnis mit den gewöhnlichen Fällen vertanscht. Wie wir bei Diaden- und Tetradenbildung oben diskutiert haben, folgt die Natur nicht immer bei phylogenetischen Vorgängen derselben Zeitordnnng wie bei ontogenetischen. Man geht nicht von den Mitteln zum Ziel, sondern vielmehr von dem Ziel, daß znerst einfacher erreicht wird, zu den Mitteln; so können oft Tat-

sachen vor uns erscheinen, die teleologisch betrachtet werden können, die nämlich für die ihnen in der Ontogenese zeitlich folgenden Tatsachen gebildet worden zu sein scheinen. Bei der Hemisexualität des *Chilodon* — die gewiß keine isolierte Tatsache darstellt — liegt wahrscheinlich dieser Fall vor. Es war in der Tat sehr schwer zu verstehen, wie es möglich wäre, daß die Organismen von dem Zustande der Isogamie phylogenetisch in denjenigen der Anisogamie übergehen könnten. Es lag da ein Sprung, weil man nicht verstehen konnte, wie die Unmöglichkeit der Paarung zwischen einigen Gameten entstanden sei. Hier liefern die Hemisexe eine Erklärung, indem sie zeigen, daß die allgemeine Variabilität der Gameten in einen Kategorienunterschied umgewandelt werden kann, infolge der Conjugation. Die rechte oder linke Stellung gehört tatsächlich der allgemeinen Variabilität: der zufällige Unterschied beider Conjuganten hat gewiß deren asymmetrische Lage gestaltet; eine Abnahme der als kleiner ausgewählten Gameten führt dann zu der Bildung zweier Kategorien.

Wir haben sonst noch andere Fälle vor uns, die selbst für eine Vertauschung der zeitlichen Ordnung der Vorgänge sprechen; es sind bei einigen Infusorien verschiedene Organe in dem Gametenzustande reduziert. So fehlt ein Mund bei Gameten von *Leucophrys*, nach den interessanten Versuchen von Maupas; wie kann es geschehen, daß dieses Organ, das gewöhnlich vorhanden, in diesem Falle verschwunden ist? Es wird natürlich an die Tatsache erinnert, daß im allgemeinen der Mund und andere annexe Organe bei der Conjugation zerstört werden; das haben wir selbst an *Chilodon* beobachtet, die Tatsache ist übrigens schon bekannt. Wenn nun in solchem Fall eine Verfrühung des Vorgangs stattgefunden hat, so daß er, anstatt sich als Wirkung der Conjugation zu entwickeln, vor der Conjugation bei *Leucophrys* entwickelt, so ist es wohl gestattet, dieselbe Erklärung, was die Hemisexe betrifft, zu geben. Es ist noch von der Art und Weise, in der die Verfrühung stattgefunden hat unabhängig; es ist bei *Leucophrys* immer Tatsache, daß der Mund bei Gameten fehlt; wollen wir nun vermuten, daß gerade bei denjenigen Vorfahren von *Leucophrys*, die den Mund als Gameten besaßen, daß gerade bei ihnen der Mund nicht als Wirkung der Conjugation zerstört würde, im Gegensatz zu dem allgemein verbreiteten Gesetze? Wollen wir nicht eine solche unwahrscheinliche Annahme bejahen, so ist nur eine Tatsache möglich, daß wirklich die Zerstörung des Mundes, die zuerst infolge

der Conjugation stattgefunden hat, nun bei *Leucophrys* vor der Conjugation stattfindet. Die Verschiedenheit zwischen einem solchen Falle und dem der Hemisexe, liegt nur darin, daß Hemisexe erst jetzt erkannt worden sind; sie sind wahrscheinlich aber verbreitet bei Ciliaten wie die Zerstörung des Mundes. Hemisexe stellen eine neue Tatsache dar; wenn wir aber die ganze Frage, die merkwürdige Analogie mit derjenigen der Mundzerstörung betrachten, so wird eine verschiedene Annahme, ein Zweifel an der Behauptung, daß Hemisexe ein Vorstadium der Sexualität darstellen, vollständig unmöglich.

Nun ist noch die Frage zu behandeln, wie es möglich ist, daß die zeitliche Ordnung der Vorgänge bei der Phylogenese verändert werden kann. Wollen wir ein Beispiel anführen, so können wir eine Giraffe betrachten, deren Vorfahren keinen so langen Hals erblich besaßen, die aber ihren kurzen, um hohes Laub erfassen zu können, verlängern. Wir würden dann in einem lamarckischen Sinne schließen, nämlich, daß die Funktion eine funktionelle Anpassung verursacht hat. Es handelte sich hier genau um dieselbe Veränderung, nämlich einen Zeitumtausch, so daß die zuerst als Wirkung der Funktion stattfindende Halsverlängerung dann in folgenden Generationen, vor der Funktion, für die Funktion — wenn wir einen teleologischen Ausdruck vorziehen — stattgefunden hätte. Ähnlich ist es bei der sexuellen Differenzierung oder Gametenbildung der Infusorien, genau dieselben morphologischen Änderungen finden hier vor der Funktion statt, die bei minder differenzierten Arten, also bei Vorfahren, infolge der Funktion stattfanden. Wenn wir aber eine Erblichkeit erworbener Eigenschaften leugnen wollen, ohne daß wir die speziellen Fälle objektiv betrachten, so werden wir nicht leicht eine mögliche Erklärung der Tatsachen finden.

Was unseren Fall speziell betrifft, so ist die Sache hier etwas komplizierter, da es sich um eine Veränderung handelt, die nur in einer Kategorie der Gameten stattfindet. Wir müssen aber bemerken, daß die Kerne der beiden Gameten gleichwertig sind, indem jeder Befruchtungskern von beiden Gameten herstammt. So können beide in gleicher Weise die geschehenen Vorgänge vererben. Es kommt nun die Notwendigkeit vor — wenn eine sexuelle Differenzierung eintreten soll —, daß beide ererbte Eigenschaften, nämlich halbmännliche und halbweibliche, sich trennen. Wir kommen also auf diesem Wege theoretisch zu einer Annahme, die vollständig den Tatsachen entspricht: es kommt in der Tat die Gametenbildung bei einigen Vorticelliden als eine Trennung vor; bei der sexuellen

Teilung, die ich in der ersten Abhandlung beschrieben habe, entstehen gleichzeitig von conjugationsunfähigen ein männliches und ein weibliches Individuum. Wir haben so eine Spaltnng von verschiedenen Charakteren vor nns, deren Existenz wir ganz gut verstehen können, wenn wir nur der Hybridationsgesetze gedenken, mit welchen eine ziemliche Analogie hier besteht.

Wir haben denn zwei Schritte in der Phylogenie der Sexe besprochen, nämlich Hemisexe und Sexe, die, wie bei Vorticelliden, aus neutralen Individuen herstammen. Ein dritter Schritt ist bei Mehrzelligen zu finden. Es gibt Fälle, wo die Sexe nicht von neutralen oder hermaphroditen Individnen erzeugt sind, sondern neutrale Individuen existieren nicht: das befruchtete Ei erzeugt nur ein männliches oder ein weibliches Individuum; der Sexenunterschied existiert so noch früher, als im vorigen Falle, wie es bei Infusorien der Fall wäre, wenn die befruchtete *Vorticella* nnr männlich oder weiblich differenziert sein sollte. Wir haben so die merkwürdige Tatsache vor uns, daß die Veränderung, die wir zuerst als Wirkung des Befruchtungsaktes beobachtet haben, immer früher und früher bei der phylogenetischen Entwicklung erschien. Es handelt sich immer noch um dieselben allgemeinen biologischen Gesetze, die Möglichkeit einer Verfrühung bestimmter Vorgänge im Verhältnis zn den anderen, was eine sog. funktionelle Anpassung verursacht und eine teleologische Organisation erscheinen läßt.

Wir können also aus dem Gesagten folgende Hanptstadien in der Phylogenie der Sexe nnterscheiden:

1. Isogamie. Die Befruchtnng geschieht zwischen gleichwertigen Zellen, die sich infolge der Funktion nicht in zwei Kategorien trennen. Daß eine solche Form bei Infusorien tatsächlich existiert, ist sehr wahrscheinlich; wir glauben daß sie auch bei einfacheren Protistenformen existieren soll, wo beide gleichwertige Gameten sehr einfach organisiert nnd symmetrisch sind.
2. Hemianisogamie. Die Befruchtung geschieht zwischen gleichwertigen Zellen, die sich infolge der Funktion in zwei Kategorien — Hemisexen — trennen. B.: *Chilodon*. Dieser Fall wird gewiß nicht isoliert bleiben.
3. Monoische Anisogamie. Die Befruchtung geschieht zwischen ungleichwertigen Zellen, das Prodnkt ist aber nicht sexuell differenziert.

4. Dioische Anisogamie. Die Befruchtung wie oben, aber das Produkt wächst zu einem sexuell differenzierten Individuum.

Es scheint, daß man in der Natur, besonders im Pflanzenreich, von dem Stadium 3 zu 4 und umgekehrt mit einer gewissen Leichtigkeit übergehen kann; es handelt sich immer um zeitliche Verschiebungen in der Ordnung der Vorgänge seit dem Stadium 2, das aus dem Stadium 1 herstammte, wenn die individuellen Verschiedenheiten funktionell verstärkt worden sind.

Nun haben wir noch einer Frage zu begegnen, nämlich: warum sind, wenn eine Erblichkeit der funktionellen Veränderungen angenommen wird, nicht alle Infusorien sexuell differenziert, warum besitzen sie noch im allgemeinen den Mund bei Gameten? Es ist aber klar, daß die Veränderungen, die für eine solche Erblichkeit stattfinden müssen, nur in solchen Fällen wirklich stattfinden, wenn sie von den Lebensbedingungen gestattet sind; die natürliche Auswahl wird gewiß diejenigen vermeiden, die gefährlich für die Existenz der Art werden könnten; es ist nämlich eine solche Erblichkeit den speziellen Bedingungen der einzelnen Arten in verschiedenen Augenblicken und Lebensweisen untergeordnet; die wesentlichen Unterschiede zwischen solchen Bedingungen in den verschiedenen Fällen erklären denn ganz gut, warum verschiedene Arten verschieden verändert sind, trotz der allgemeinen Fähigkeit, die oben citierte Charakterveränderung zu erben.

Bei unserem Fall ist es leicht zu bestimmen, welche spezielle Bedingung es sein mußte, die Hemisexen in echte Sexen umzuwandeln. Eine echte sexuelle Differenzierung existiert in der Tat bei Infusorien nur bei Vorticelliden — mindestens kennen wir bis jetzt keinen anderen Fall —; so ist sie mit der festsitzenden Lebensweise vereinigt. Die Möglichkeit, kleinere Gameten zu bilden, die sich von den festsitzenden einzelnen Tieren oder Kolonien entfernen können, bewirkt eine größere Mischung der Gameten verschiedenen Ursprungs; das ist wahrscheinlich nützlich für die Art, wie es auch mit der in der ersten Abhandlung betrachteten Annahme übereinstimmend ist: wir haben angenommen, daß die Befruchtung im allgemeinen eine ausgleichende Wirkung besitzt zwischen den Individuen der ganzen Art, wenn es möglich ist, was für den Kampf ums Dasein wahrscheinlich nützlich ist. Eine solche Bedingung ist wahrscheinlich gerade diejenige, die die Erblichkeit der halbgeschlechtlichen Differenzierung gestattet hat, so daß sie eine geschlechtliche geworden ist.

Diese Erörternng will ich hier nicht rekapitnlieren: sie enthält die wichtigeren Ergebnisse meiner Untersnchungen, so daß sie besser am Ende der Abhandlung resnmiert wird.

Es ist aber nötig, noch etwas hinzuznfügen. Man muß zeigen, was übrigens ganz leicht ist, daß eine sexuelle — resp. hemisexuelle — Differenzierung ein ganz klarer Begriff anch für *Chilodon* ist, trotz der doppelten gekreuzten Befruchtung — eine Frage, über welche schon in der ersten Abhandlung ein Wort gesagt worden war.

Bei Vorticelliden findet die Conjugation zwischen männlichen und weiblichen Individuen statt, und sonst existieren neutrale Individuen; bei *Chilodon* findet, wenn wir die coujugationsnnfähigen außer acht lassen, die Conjugation zwischen halbmännlichen und halbweiblichen Individuen statt, die stationäre nnd migrante Kerne besitzen. Es ist oft wiederholt worden, daß die Conjugation einer Doppelbefruchtung zwitterhafter Tiere entspricht. Der Vergleich ist aber falsch. Wenn ein Mensch mit einer Schnecke verglichen wird, nennen wir die Schnecke zwitterhaft, da sie beide sexuelle Organe besitzt, die bei den Menschen auf verschiedene Individuen — verschiedenen Geschlechtes — verteilt sind. Wenn wir nun die sexuelle Differenzierung der Vorticelliden betrachten, so sehen wir, daß sie ganz analog demjenigen der Menschen ist, insofern zwei ungleichwertige Geschlechtszellen existieren, die reduziert werden und sich copulieren. Sie sind dann weibliche und männliche Geschlechtszellen. Eine Vereinigung solcher Elemente in einem einzelnen *Chilodon*-Gamet fehlt eigentlich; es ist nicht möglich, die Charaktere des Macro- und Microgameten in einem einzigen Gamet zu vereinigen; sie sind nicht in einem *Chilodon* vereinigt, wie es der Fall ist bei den Metazoen, wo bei Hermaphroditen beide sexuelle Organe in einem Individnum vereinigt sind. So finden bei einem *Chilodon* dieselben Präparationsprozesse statt wie bei einem Gameten der Vorticellen, nicht gleichzeitig wie bei beiden Gameten. So hat die eventuelle Verschiedenheit des stationären und migranten Kernes (*Didinium nasutum* Prandtl) mit sexuellen Unterschieden gar nichts zu tun.

VII. Erörterung einiger neuen Arbeiten.

Seit der Zeit die erste Abteilung dieser Studien über die Conjugation nnd sexuelle Differenzierung geschrieben war, sind einige

Schriften erschienen, die zum Teil der alten Richtung der Versuche mit dem Hauptbegriff der senilen Degeneration folgen, zum Teil ähnliche Fragen betrachten. Ich behandle hier die Erörterung der Ergebnisse dieser Arbeiten, die nicht nur die hier dargelegten Versuche, sondern auch diejenige der ersten Abteilung interessieren.

In diesem Archiv hat POPOFF Untersuchungen an *Stylonichia* mitgeteilt, um die Resultate von MAUPAS zu kontrollieren. Der Verfasser schließt mit ihm, daß eine senile Degeneration existiert, betont aber den wellenförmigen Weg der Depression, gegen MAUPAS' Anschauungen; der französische Forscher hatte in der Tat vielleicht als mehr regulär die graduelle Abnahme der Lebenskräfte betrachtet. Wir wollen POPOFF's Resultate genau erörtern. Zuerst will ich bemerken, daß er meine Noten der Jahre 1903 und 1905 wider die Annahme der senilen Degeneration vollständig weggelassen hat; es fehlen natürlich nicht Berichte, wo sie citiert und resumiert sind. — Was seine Technik betrifft, so läßt er 10 Stylonichien in einer Kultur leben und reduziert sie jeden Tag auf dieselbe Zahl; die Flüssigkeit ist jeden Tag substituiert, mit Kopfsalatinfus, wo viele *Colpidium* leben; es scheint aber, daß er die kleinen Kulturgläser nicht wechselte; das ist eine sehr wichtige Vorsicht, da die Flüssigkeit, die der Glasoberfläche anhängt, oft zu reich an Bakterien ist, so daß es nicht genügt, die Flüssigkeit zu wechseln.

Die Kurve der Teilungen, pro Tage berechnet, ist unregelmäßig wellenförmig. Der Verfasser schreibt diese Eigentümlichkeit ohne weiteres dem kultivierten Organismus zu. Die Teilungsfrequenz ist also eine rhythmische, und die ganze Geschichte endet nach tieferen und immer tieferen Depressionen mit dem Tod der Kultur. Für einen solchen Schluß ist kein begründeter Beweis geliefert. Wenn ich so spreche, will ich nicht behaupten, daß die Teilungskurve eine gerade Linie sein soll: kein biologischer Vorgang folgt einer geraden Linie. Die Schwingungen aber, die POPOFF beobachtet hat, können von so vielen äußeren Bedingungen verursacht werden, daß die echten Eigentümlichkeiten des Organismus vollständig verborgen da sind. Der Schluß von POPOFF würde nur dann als richtig betrachtet werden können, wenn keine unregelmäßig wellenförmigen Einflüsse von der Umgebung ausgeübt worden wären. Das ist aber vollständig falsch. Wir wissen in der Tat, daß die Teilungsfrequenz von vielen äußeren Faktoren beeinflußt wird, sie ist eine Funktion von vielen Variablen, besonders von den Nährungsbedingungen, der Temperatur, Bakterienwirkung usw. (Was die letztere betrifft, siehe meine erste Note über die senile Degeneration, 1903.) Ein Kopfsalatinfus ist

kein konstantes Nährungsmittel, auch wenn es immer eine bestimmte Zeit vor dem Gebrauch präpariert wird; sonst ist auch die Quantität der Nährungsflüssigkeit nicht konstant, die den Infusorien gegeben wird. Die Temperatur war natürlich nicht konstant. Es folgt von diesen Tatsachen, daß die Stylonichien sich mit einer unregelmäßigen Frequenz teilen müssen; das wäre nur verhindert, wenn die Infusorien den oben citierten Einflüssen gegenüber nicht so empfindlich wären, wie es zu bekannt ist, um es noch zu betonen.

Was dann die Depressionen und den unvermeidlichen Tod betrifft, so genügen die schon mehrere Mal gemachten Erörterungen und die experimentellen Tatsachen, die ich in meinen Arbeiten dargelegt habe, um sie als nicht unvermeidliche zu betrachten desto eher, als, wie wir schon gesagt haben, Popoff's Technik nicht so gut war als es nötig wäre. Ich will aber noch zwei Bemerkungen hinzufügen. Bei Calkins' Versuchen sind die Paramäcien, ohne experimentelle Gründe den Bakterien gegenüber als unempfindlich betrachtet; Calkins meint, daß man die Kulturen nur von Zeit zur Zeit durchsehen brauche, was von seinen Tabellen klar gemacht ist; es ist aber auch klar gemacht, daß genau diejenigen Male, da die Kulturen für mehrere Tage sich überlassen sind, Depressionen erscheinen. Diese Bemerkung, die jeder wieder machen kann, wenn er Calkins' Tabellen examiniert, wäre schon genug, um seinem Resultate einer konstitutiven Notwendigkeit der Depressionszuständen zu widersprechen. Es ist sonst zu bemerken, daß in Calkins' Versuchen die stärksten Gründe der heutigen Theorie bestehen, die wenn auch nicht mehr als senile Degeneration betrachtet wird, und öfter als Depression, denselben Begriff enthält wie bei Maupas.

Sonst ist das Ende der Popoff'schen Versuche zu betrachten. Wir können nicht genau die Zahl der Generationen seiner Versuche berechnen, weil wenn einen Tag 10 Stylonichien vorhanden, und später z. B. 15 gefunden, und diese auf 10 wieder reduziert sind, man nicht wissen kann, ob die bleibenden dieselben sind, wie früher, oder Tochterindividuen. Wir können aber aus seiner Tabelle schließen, daß gewiß 100 Generationen nicht erreicht worden sind. Kulturen von Stylonichien, die diese Grenze überschreiten, sind ganz leicht zu haben; selbst Maupas, der Schöpfer der Theorie der senilen Degeneration, hat länger diese Tiere kultiviert! Wir kommen so zu dem Schluß, daß die Versuche von Popoff keine neue Basis für die Degenerationstheorie gebracht haben; ein Schluß nur ist möglich

daß es nicht gerade schwer ist, wenn gewünscht, die Stylonichien abzutöten.

Was dann die antropomorphische Betrachtnng betrifft, den Vergleich zwischen den agameu Generationen uud den sterblichen somatischen Zellen der mehrzelligen Organismen, so wollen wir darüber nicht viel Worte verlieren. Es ist die Konsequenz eines allgemeinen Gesichtspunktes, einer Richtung, in der Auffassung der biologischen Fragen bei Protisten, die wir schon viel bekämpft haben, so daß wir nicht jedesmal das wiederholen können. Nur will ich bemerken, daß *Chilodon uncinatus*, wenn es sich wiederconjugiert, keine Stellung in dem — übrigens nicht neuen — Schema von POPOFF finden kaun. Es handelt sich nm ein Ei, das nach der Befruchtung keine somatischen Zelle produziert, sondern direkt noch einmal befruchtungsfähig wird. Es ist wirklich eine nicht häufige Tatsache!

Eine andere Arbeit, die die Frage der Degeneration zum Gegenstand hat, ist die von PRANDTL; hier ist *Amoeba proteus* behandelt und der Verfasser hat die Degenerationserscheinungen studiert, die er nach R. HERTWIG's Benennung als physiologische Degeneration bezeichnen will. Der Hauptteil der Arbeit betrachtet das cytologische Studium der Degeneration; was die Auffassung derselben als „physiologische" betrifft, so hat der Verfasser keine eigene experimentelle Untersuchung gemacht, sondern folgt er R. HERTWIG's Schluß über *Actinosphaerium*; so hat die Frage keine neue Seite gewonnen; von R. HERTWIG's Versuchen haben wir schon in der ersten Abhandlung gesprochen.

Eine andere Frage ist von PROWAZEK betrachtet, in seinem Artikel über Sexualität der Protisten. Er meint, daß die sexuelle Funktion eine Korrektur der cyclischen Lebensvorgänge darstellt, die im Lebenslauf eine Abweichung von der genauen cyclischen Form erleiden. Ich kann mit ihm hier ganz übereinstimmen. Meine Auffassung der sexuellen Funktion, wie sie in der ersten Abhandlung besprochen war, ist im wesentlichen ähnlich. Ich wünsche aber klar zu machen, daß eine solche Auffassung, in keiner Weise in sich die Behauptung schließt, daß die Korrektur unter allen Bedingnngen nötig sei. Es ist schwer zu denken, daß biologische Vorgänge genau eine cyclische Form besitzen; warum sollte aber die Abweichung von dieser genauen Form den Tod notwendigerweise verursachen? Sie kann zu einer spezifischen Veränderung führen; diesem Resultat ist übrigens

in der Tat gewiß anzukommen, auch wenn die sexuelle Tätigkeit besteht. Wenn eine theoretische Schwierigkeit vorliegt, anzunehmen, daß die Form eines wiederholten Vorganges genau cyclisch sei, so existiert dieselbe Schwierigkeit, sei es, daß die Befruchtung vorkommt, oder nicht; wenn wir wollen, können wir sagen, daß die Befruchtung eine Verminderung solcher Abweichung erzeugen kann, was aber keine wirkliche Bedeutung besitzt, da der quantitative Wert der Abweichung vollständig unmöglich zu berechnen ist, da er von den verschiedenen Bedingungen abhängig ist; es folgt aus dem in der ersten Abhandlung schon Gesagten, daß gerade die Bedingungen, bei welchen eine Befruchtung bei Infusorien nicht vorkommt, diejenigen sind, bei welchen sich die Art besser gleichartig fortpflanzt.

Stolc hat Amöbenkulturen studiert. Mehrkernige Amöben können ungleich geteilt werden, so daß die Tochterzellen nur teilweise existenzfähig sind. Der Verfasser meint, daß diese Tatsache an die Differenzierung erinnert, die bei mehrzelligen Organismen stattfindet, zwischen somatischen Zellen — die sterblich — und Fortpflanzzellen, die unsterblich sind. Diese Auffassung kann ich nicht annehmen. Die Charaktere der somatischen Zellen, schon bei Protisten und dann bei Metaphyten und Metazoen, sind ganz verschieden von denjenigen der sterblichen Amöbenzellen. Somatische Zellen besitzen eine assimilatorische Tätigkeit, die augenblicklich viel stärker ist als bei Fortpflanzungszellen; Verdauung, Resorption, Secretion, nutritorische Funktionen im allgemeinen spielen bei den ersten die Hauptrolle. Bei sterblichen Amöben sind die Charaktere umgekehrt; jene Zellen stellen keine Differenzierung im nutritorischen Sinne dar, sondern besitzen nur negativen Charakter, die Unmöglichkeit irgendwelche Tätigkeit dauernd auszuüben. Es ist ja eine interessante Tatsache, ihre Bedeutung ist aber anders als der Verfasser meint. Die Bedingungen, bei welchen das Phänomen vorkommt, sind wahrscheinlich nicht gut; jedenfalls sind die merkwürdigen ungleichen Teilungen, die zu dem Tod einiger Nachkommen führten, so anfzufassen, daß eine Tochterzelle den Löwenteil für sich nimmt, etwas den Brüdern abnehmend, so daß sie nicht mehr leben können. Wir könnten vielmehr an die ovarischen Zellen denken, die von denjenigen zerstört werden, die sich zu echten Eiern entwickeln und als Nahrungszellen fungieren. Es ist auch nicht nötig — was der Verfasser selbst meint — daß solche sterblichen Amoeben im Lebenscyclus der Art eingeschaltet sind.

Wir wollen auch WHITNEY's Resultate erwähnen, über die Sexualität bei *Hydra viridis*. Schon einige Beobachter haben den Einfluß studiert, der aus äußeren Lebensbedingungen auf die Sexeuerscheinung bei *Hydra* ausgeübt wird. Nun hat WHITNEY ganz klare Experimente gemacht, indem er zwei Bedingungen als nötig nachgewiesen hat, die zusammen wirken müssen, damit sexuelle Organe erscheinen: Hungerzustände und bestimmte Temperaturbedingungen. Man sieht, wie, besonders was die erste Bedingung betrifft, *Hydra* sich ganz ähnlich den Infusorien verhält, die sich in dem Hungerzustande conjugieren; es läßt sich auch von diesem Versuche sagen, daß bei *Hydra* eine langdauernde regelmäßige gute Nahrung die Sexualität vollständig ausschließen kann, wie es bei Infusorien geschieht; es wäre denn sehr wichtig zu bestimmen, ob auch bei *Hydra* ein solches agamisches Leben für eine unbestimmt lange Zeit sich fortsetzen kann. Ich bin ganz und gar überzeugt, daß das wirklich der Fall ist.

Etwas länger wollen wir PEARL's Resultate betrachten. Ich muß auch sagen, daß ich nach PEARL's Untersuchungen mir den Begriff meiner biometrischen Versuche an *Chilodon* gebildet habe. Die Richtung der Versuche ist aber verschieden. Es handelte sich bei meiner Absicht darum, zu bestimmen, ob beide Gameten gleichwertig sind; PEARL hat ohne weiteres eine solche Annahme benutzt, und er betrachtet besonders zwei Fragen, die er folgendermaßen beantwortet hat: Paramäcien sind während der Conjugation für Typus und Variabilität von den übrigen Individuen verschieden. — Die Frage war vielleicht schon gelöst, weil es wohl bekannt ist, daß die Gameten bei mehreren Arten ganz verschieden von gewöhnlichen Individuen aussehen, und sie aus wiederholten Teilungen als kleine Sprößlinge herstammen. Die andere Antwort ist die der homogamischen Korrelation entsprechend. Der wichtige Befund, betreffend eine starke Korrelation, ist vom Verfasser erklärt mit der Annahme, daß zu verschiedene Gameten nicht vereinigt bleiben können, wenn sie sich zufällig annähern. Ich kann aber nicht mit den Deduktionen übereinstimmen, die den Verfasser zu der Annahme führen, daß die homogamische Korrelation für die Artdifferenzierung eine wichtige Rolle spielt. Er sagt, daß die ähnlich-mit-ähnliche Vereinigung die Neigung hat eine Divergenz zwischen den Individuen einer Familie zu bewirken. Nun kann ich es nicht annehmen aus folgenden Gründen: Erstens das Fehlen einer Befruchtung würde gewiß eine stärkere Divergenz bewirken, als die Gegenwart einer solchen, wenn sie auch

stark homogamisch ist. Es werden immer verschiedene Typen gemischt, wenn auch nicht die verschiedensten der Kultur. Zweitens gestattet die Homogamie eine Vereinigung von A mit B, B mit C, C mit D usw., wenn A B C D eine Reihe abnehmender Individuen bilden, die nicht zu verschieden sind zwischen nächsten Stellen; so ist es möglich mit wiederholten Conjugationen und Epidemien, auch die extremen Individuen indirekt zu mischen. Drittens, ist eine neue Tatsache in Betracht zu ziehen, nämlich die Wiederconjugation bei *Chilodon*; hier können sich die kleinsten Individuen — wenn auch eine starke Homogamie vorkäme — leicht mit den größten conjugieren, wenn sie sich schon ein mal conjugiert haben, indem sie als Exconjuganten viel vergrößert sind. Etwas Ähnliches kann auch für andere Arten bezüglich einer Zu- oder Abnahme der Exconjuganten bestehen. Viertens und endlich könnte die Homogamie zu einer Artdivergenz nur führen, wenn die Größe, die in Betracht gezogen wird, ein konstitutiver Charakter darstelle, und keine Wirkung zufälliger Bedingungen. Jedes Individuum besitzt eine konstitutive Größe, in dem Sinne, daß zwei Individuen bei denselben Bedingungen nicht gleich groß werden können; die Größe ist aber so sehr von speziellen äußeren Lebensbedingungen bestimmt, daß die individuelle konstitutive Verschiedenheit ganz vernachlässigt werden kann, im Verhältnis mit der wirklichen Größe. Es ist in der Tat unmöglich, daß zwei Individuen denselben Bedingungen unterworfen werden; es ist das auch schon gut bewiesen durch die Verschiedenheiten, die zwischen nahen Individuen in den Kulturen vorkommen; so sind bei großen einige kleine zu finden, die, wenn isoliert, recht gut wachsen können, was beweist, daß ihre Kleinheit meistens nicht konstitutiv ist. So wird von der Homogamie keine Unwahrscheinlichkeit verursacht daß Individuen gemischt werden, die konstitutiv verschieden sind, auch was die Länge betrifft. So scheint uns Pearl's Schluß nicht richtig zu sein. Es liegt so keine Tatsache vor weder um zu glauben, daß die Befruchtung zu einer spezifischen Differenzierung führen kann, noch daß die homogamische Vereinigung der Gameten eine praktisch kleinere Ausgleichung der Individuen verursacht, als eine nicht homogamische Vereinigung.

Die Frage ob beide Gameten gleichwertig sind, ist, wie gesagt, von Pearl nicht in Betracht gezogen.

VIII. Schluss.

Hauptresultate, schematisch resumiert:

1. der cytologischen Versuche:

Die Gameten von *Chilodon uncinatus* sind während der Conjugation differenziert, so daß man immer einen rechten Gamet von einem linken unterscheiden kann, durch die asymmetrische Stellung und die morphologischen Verschiedenheiten.

Der ersten Teilung des Micronucleus kommt ein Stadium von starker Verlängerung zu, das eine asymmetrische Form besitzt. Die normale Chromosomenzahl beträgt je 4, sie sind bei den letzten Stadien der ersten Teilung in 2 Diaden getrennt und werden bei der zweiten Teilung auf 2 reduziert. Der Befruchtungskern teilt sich einmal, um den neuen Micronucleus und den neuen Macronucleus zu bilden; der letzte bildet sich mit einer starken Vergrößerung, die tagelang dauert, danach findet wieder eine Abnahme der Größe statt. Es ist während dieser Vorgänge keine Körperteilung möglich.

In den letzten Tagen der Epidemien kommen Wiederconjugationen vor, nämlich Fälle, wo einer oder beide Gameten exconjugant sind (den charakteristisch sich bildenden Macronucleus besitzen). Sie können die Conjugationsvorgänge normalerweise endigen.

2. der biometrischen Versuche:

Eine sexuelle Differenzierung besteht vor der Conjugation nicht. Die gleichwertigen, einer einzigen Kategorie gehörenden Gameten vereinigen sich in der Weise, daß der größere rechts steht; dann folgen morphologische Veränderungen, besonders in den linken; es kommt so zu einer Differenzierung, die nicht konstitutiv, sondern vom Befruchtungsakt verursacht ist: dieselbe habe ich als Hemisexualität (resp. Hemisexe, Halbgeschlechter, halbweibliches und halbmännliches Individuum) bezeichnet. Der größere, rechts stehende Gamet ist infolge der Größe und der Präzedenz der Stadien, die bei ihm wie bei Vorticelliden-macrogameten vorkommt, als halbweiblich aufzufassen.

Zusammenfassung.

Wollen wir nun die Tatsache, die wir betrachtet haben, noch einmal synthetisch resumieren, so haben wir besonders von den Wiederconjugationen und den Hemisexen zu sprechen. Die ersten stellen so scharf wie möglich den besten Beweis dar, daß eine lange Reihe von agamischen Generationen für sexuelle Reifung der Infusorien eigentlich nicht nötig ist; der Schluß, zu dem wir in der ersten Abhandlung in dieser Beziehung gekommen waren, wird so noch schärfer und stärker bestätigt.

Hemisexe sind als ein Vorstadium der geschlechtlichen Differenzierung aufzufassen. Sie kommen in der Tat bei einfacher differenzierten Infusorien als die Vorticelliden vor. Bei *Leucophrys* (nach Maupas' Untersuchungen) besitzen die Gameten keinen Mund, der **vor** der Conjugation zerstört wird, anstatt **infolge der** Conjugation selbst, was den gewöhnlichen Fall darstellt — in ähnlicher Weise ist die sexuelle Differenzierung als eine Präzedenz der Differenzierung anzufassen, die bei Vorfahren infolge der Conjugation stattfand; beide Tatsachen sprechen stark in dem Sinne der Erblichkeit erworbener Eigenschaften, die zu einer fnnktionellen Anpassung bringt.

Wir haben dann solche Stnfen bei phylogenetischer Entwicklung der Sexualität unterschieden: Isogamie — Hemianisogamie (Differenzierung von zwei Kategorien von Gameten, als Wirkung der Conjugation) — Monoische Anisogamie, z. B. Vorticellide oder hermaphrodite Organismen, bei welchen die befruchteten Eier zu gleichwertigen Individuen wachsen — Dioische Anisogamie, wie bei Menschen, wo die befruchteten Eier zu ungleichwertigen Individnen wachsen. Diese Art Anisogamie entspricht einer weiteren Verfrühung derjenigen Differenzierung, die erstens bei Hemisexen vorkommt und die aus der Isogamie als eine Wirkung der individuellen Variabilität und Asymmetrie herstammt.

Was den Beweis der Gleichwertigkeit der Infnsoriengameten betrifft, haben wir bei *Chilodon* die biometrische und statistische Methode benutzt; es war unmöglich, Experimente zu machen, da die Gameten nicht als solche vor der Conjugation erkennbar sind, so sind sie nicht isolierbar. Wenn es aber möglich werden wird, Isolationsversuche mit Gameten anderer Arten anzustellen, werden wir die betreffenden Ergebnisse in einer unserer nächsten Abhandlungen über die Conjugation mitteilen.

Bologna, 31. Dezember 1907.

IX. Anhang. Über *Colpoda*-Arten.

Da ich in der ersten Abhandlung die Conjugation von *Colpoda steini* MPS. betrachtet habe, will ich hier für die Leser dieses Archivs mitteilen, daß ich später bestimmen könnte, daß *C. steini* keine einzige Art ist, sondern sie eine große Art (*C. maupasi* n. sp.) und eine kleine Art (*C. steini* emend.) enthält. Der ersten gehören Individuen an, die niemals sehr klein werden nach Isolierung; nur *Colpoda steini* ist conjugationsfähig; im Gegenteil hat mir der Versuch, mit *C. cucullus* und *C. maupasi* Conjugationen zu produzieren, kein positives Resultat gegeben, trotzdem ich sie den möglichst verschiedensten Bedingungen unterworfen habe, trotzdem ich diejenige Bedingung kannte, die ich bei *C. steini* als wesentlich bewiesen habe, nämlich die kleine Dicke der Kulturen. Ich habe wieder und wieder monatelang die Versuche vergebens wiederholt. Die Tiere encystieren sich, anstatt sich zu conjugieren. Ein negatives Resultat ist natürlich niemals so bedeutungsvoll als ein positives, es geht aber aus diesen Untersuchungen hervor, daß wir aller Wahrscheinlichkeit nach zwei Arten vor uns haben, bei welchen Conjugation nicht stattfindet, was eine wichtige Bedeutung gegen die Degenerationstheorie besitzt. Mindestens haben wir hier Kulturen, die sich ganz gut monate- und jahrelang aus einzelnen isolierten Individuen, ohne Conjugation, ohne Degenerationserscheinungen halten (*C. cucullus* habe ich schon den 2. Februar 1906 isoliert und gezüchtet).

X. Literaturverzeichnis.

Die im Text citierten und in dieser Liste nicht anfgeführten Arbeiten sind in dem Literaturverzeichnis meiner ersten Abhandlung zu suchen.

1906 BENINI, R.: Principi di statistica metodologica. Torino.

1887 BOVERI, TH.: Über die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. München Bd. 3 p. 71—80.

1893 BRAUER, A.: Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42 p. 153—213.

1907 ENRIQUES, P.: La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori (Prima memoria). Arch. f. Protistenk. Bd. 9 p. 195—296.

—: Sulla morfologia e sistematica del genere Colpoda. Arch. zool. expér. Notes et Revue. (In corso di stampa.)

1874 Frommental, E. de: Études sur les Microzoaires ou Infusoires proprement dits. Paris.

1898 Laveran, A.: Sur les modes de reproduction de Klossia helicina. C. R. Soc. Biol. Paris (10) T. 5 p. 1083—1086.

1883 Maupas, E.: Contribution à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés. Arch. zool. expér. (2) V. 1 p. 427—664.

1903 Pérez, Ch.: Le cycle évolutif de l'Adelea mesnili. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 p. 1—12.

1906 Pearl Raymond: A biometrical study of conjugation in Paramaecium. Proceed. Roy. Soc. (B) V. 77 p. 377—383.

Pearl, R. & M. J. Burr: A statistical study of conjugation in Paramaecium. Sixth Ann. Report Michigan Academy of Science p. 184—185 (estratto senza data).

1907 Popoff, Methodi: Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk. Suppl. 1 p. 43—82.

1907 Prandtl, Hans: Die physiologische Degeneration der Amoeba proteus. Arch. f. Protistenk. Bd. 8 p. 281—293.

1907 Prowazek, S.: Die Sexualität bei den Protisten. Arch. f. Protistenk. Bd. 9 p. 23—32.

1896 Schewiakoff, W. (scritto in francese, Chéwiakow): Organisation et classification des Infusoires Aspirotricha (Holotricha auctorum). Mém. Acad. impér. des sciences St. Pétersbourg Cl. Sc. phys. mathém. (8) V. 4 395 p. (in lingua russa).

1899 Siedlecki, M.: Étude cytologique et cycle evolutif de Adelea ovata. Ann. Inst. Pasteur T. 13 p. 169—192.

1903 Stevens, N. M.: Further studies on the ciliate Infusoria, Licnophora and Boveria. Arch. f. Protistenk. Bd. 3 p. 1—43.

1859 Stein, F.: Der Organismus der Infusionstiere. 1. Abt. p. 114. Leipzig.

1906 Štolc, Antonin: Plasmodiogonie, eine Vermehrungsart der niedersten Protozoen. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 21 p. 11—125.

XI. Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren sind mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat nach *in toto*-Präparaten von *Chilodon uncinatus* gemacht. Färbung mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN, oder mit Hämatoxylin und schwachem oder stärkerem Fuchsin, wodurch verschiedene Figuren mehr oder weniger rot gefärbt sind.

Alle Tiere sind von der ventralen Oberfläche gesehen, so daß was in den Figuren rechts, in Wirklichkeit links liegt, und umgekehrt. Nur Fig. 51 ist von der dorsalen Oberfläche gezeichnet.

Beobachtungen für die Abbildungen sind mit ZEISS' 2 mm Immersionsobjektiv, 18 c Ocular, starkem Kondensator, artifizieller Belenchtung gemacht. Vergr. 2000 d.

Vereinigung der Gameten, erste Teilung.

Fig. 1. Vereinigung der Gameten mittels des Mundes. Vorderer Teil des halbmännlichen Gameten [1]) noch nicht verändert.

Fig. 2. Halbweiblicher Gamet des oben gezeichneten Paares, um das Pigment in der vorderen Körperabteilung zu zeigen.

Fig. 3. Verlängerung des Micronuclens, der im halbweiblichen Gamet schon asymmetrisch ist. Fuchsinfärbung. Der Schlund ist in demselben Gamet über (nämlich ventral) den Micronncleus gestellt, er ist aber unten gezeichnet, um nicht die Kernstruktur zu decken. Krümmung des vorderen Teiles, im halbmännlichen Gamet gut sichtbar.

Fig. 4. Verlängerungsstadium mit innerlichen Körnchen.

Fig. 5. Ähnliches Stadium.

Fig. 6. Späteres asymmetrisches Stadium. Färbung mit Eisenhämatoxylin und unvollständige Entfärbung.

Fig. 7. Ähnliches Stadium. Entfärbung stärker. Der Macronnclens war aber noch stark blau gefärbt.

Fig. 8. Verkürzungsstadium und Zerbrechung des Fadens.

Fig. 9. Verkürzung und Differenzierung chromatischer Körnchen.

Fig. 10. Späteres Stadium desselben Vorganges.

Fig. 11. Späteres Stadium, bei welchem die Körnchen sich zu Reihen ordnen.

Fig. 12. Chromosomenbildung mittels der Körnchenvereinigung.

Fig. 13. Vier gutgebildete Chromosomen.

Fig. 14. Die Chromosomen fangen an sich zu teilen.

Fig. 15. Chromosomenteilung geendet.

Fig. 16. Chromosomentrennung. Bildung der Tochterkerne aus beiden Gameten eines Paares. Diadenbildung.

Fig. 17. Veränderung des Chromatins bei den Tochterkernen. Beide rechte Kerne gehören zu dem halbmännlichen Gamet und sind in ihrer reziproken Lage gezeichnet. Ebenso die anderen des halbweiblichen Gameten: der obere Kern ist nur der Lage wegen abgebildet, seine Struktur war nicht klar, weil der Macronucleus über ihm lag.

---

[1]) Wie es im VI. Kapitel gesagt ist, wird der rechte größere Gamet (links bei Figuren) als halbweibliches, der andere als halbmännliches Individuum bezeichnet.

Zweite Maturationsteilung.

Fig. 18. Verlängerungsstadium, etwas vorgeheud im halbweiblicheu Gamet.

Fig. 19. Späteres Stadium der Verlängerung.

Fig. 20. Vier Chromosomen, dereu drei sichtbar siud. Im halbmännlichen Gamet einige chromatische Tropfen, die nicht selten in irgend welchem Stadium sind.

Fig. 21. Vierkerniges Stadium.

Letzte Teilung und Befruchtung.

Fig. 22. Verlängerungstadium.

Fig. 23. Verlängerungsstadium mit mehr als einem verlängerten Kern.

Fig. 24. Die zwei Chromosomen beginnen sich zu teilen.

Fig. 25. Die Chromosomen quergeteilt.

Fig. 26. Ähnliches Stadium, Fuchsinpräparat. Im halbmännlichen Gamet war der Gamet nicht so gut orientiert, daß er deutlich gezeichnet werden konnte. Rechts unten ein sterbender Micronuclens, und dann der Macronnclens.

Fig. 27. Chromosomentrennung durch ihre Scheidewand in den Kernen beider Gameten.

Fig. 28. Die Trennung der Tochterkerne ist fertig, so daß sich die migrauten Kerne schon im gegenseitigen Gamet befinden.

Fig. 29. Kernvereinigung. Chromatische Tropfen, sterbende Micronncleen, zerstörte Schlundapparate.

Tafel XVIII.

Exconjugante.

Fig. 30. Befruchtungskern in einem Exconjuganten.

Fig. 31. Befruchtungskern, der sich zu teilen anfängt.

Fig. 32. Chromatische Verlängerung für die Teilung des Befruchtungskernes.

Fig. 33. Letztes Stadium der Teilung des Befruchtungskernes.

Fig. 34. Zwei Kerne neben dem alten Macronucleus. Chromatische Tropfen.

Fig. 35. Ein Kern fängt an sich zu verändern, um zum Macronucleus zu wachsen.

Fig. 36—38. Stadien dieser Vergrößerung.

Fig. 39. Der neue Macronucleus in dem letzten Stadium der Zunahme. Der Micronucleus liegt nicht innen, sondern unten. Das ganze Tier sehr vergrößert.

Fig. 40. Der neue Macronncleus während der Vergrößerung. Fuchsinpräparat.

Fig. 41. Der neue Macronucleus, der kleiner wird. Es bilden sich mehr chromatische Teile.

Fig. 42. Die chromatischen Teile bilden ein peripherisches Netz und einen inneren Körper.

Fig. 43. Stadium etwas später; Degeneration des alten sehr chromatischen Macronucleus.

Fig. 44. Der neue Macronucleus besitzt einen sehr deutlichen inneren Körper. Der alte sphärisch, ohne Körnchen.

Fig. 45. Der alte Macronncleus sphärisch, chromatisch. Der neue wie vorher.

Fig. 46. Oberflächliche Ansicht des äußeren chromatischen Netzes des neuen Macronncleus. Aus demselben Kern der vorigen Figur.

Fig. 47. Der neue Macronucleus wird immer mehr chromatisch. Degeneration der alten.

Fig. 48. Der neue Macronucleus fast fertig; der alte in der Form einer dicken chromatischen Masse.

Fig. 49. Der neue Macronucleus fast fertig; der alte in der Form eines Tröpfchens (oben).

Fig. 50. Abnorme Form mit zwei Micronucleen und zwei Macronucleen in Bildung. Der einzige Fall, den ich gefunden habe.

Wiederconjugationen.

Fig. 51. Ein Paar zweier Wiederconjuganten. Von der dorsalen Seite gesehen. Fuchsinpräparat.

Fig. 52. Ein Paar, bei welchem das weibliche Individuum allein wiederconjugant ist. Im halbweiblichen Gamet ist der Kern, der sich im Verlängerungsstadium befindet, in schlechter Orientierung gesehen, so daß er nicht deutlich gezeichnet werden konnte.

Fig. 53. Der halbmännliche Gamet ist allein wiederconjugant (ganz seltener Fall).

Fig. 54. Wiederexconjugant; die Teilung des Befruchtungskernes der Wiederconjugation ist fertig.

Fig. 55. Ganz seltener Fall eines Exconjuganten, wahrscheinlich Wiederexconjuganten, der zwei neue Macronucleen bildet.

Fig. 56. Teilung des Micronucleus bei agamischer Scission.

Druckfehler-Berichtigung.

Nach der Korrektur der Druckproben ist in der ersten Abhandlung ein Fehler gemacht worden, den wir hier korrigieren wollen: die erste Linie der S. 208 ist an Kopf der vorigen Seite überzutragen.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Sui processi vegetativi e sull' incistidamento di Actinophrys sol.

Per
Arcangelo Distaso,
Istituto Zoologico della R. Università di Monaco di Baviera. [1])

(Colle tavole XIX—XX e 10 figure nel testo.)

Contenuto.

1. Processi vegetativi.
   a) Breve descrizione dell' animale.
   b) Processi di digestione.
   c) Formazione dell' apparato cromidiale.
   d) Plasmogamia.
   e) Gemmazione.
   f) Divisione mitotica.
2. Processi d'incistidamento.
   a) Sull' incistidamento.
   b) Processi istologici durante l'incistidamento.
   c) Conclusioni e considerazioni.
3. Letteratura.
4. Spiegazione delle figure.

1. Processi vegetativi.

a) Breve descrizione dell' animale.

L'*Actinophrys sol* presenta, nelle condizioni normali, un protoplasma tipicamente vacuolare, che tanto sul vivente, quanto nei preparati è di una nitidezza meravigliosa. Attraverso il plasma

[1]) Mi sia permesso una viva parola di ringraziamento al Sig. Prof. R. Hertwig per l'ospitalità accordatami nel suo laboratorio e al Dr. Goldschmidt per l'interesse addimostrato al mio lavoro.

irraggiano, come assi di una ruota, dei fili assiali, i quali si estendono dalla membrana nucleare fino al di fuori della periferia del corpo, ove diventano assi di sostegno di una papilla che si eleva, come un cono, sulla pellicola che attornia esternamente il protoplasma. I fili assiali, appoggiandosi sulla solida membrana nucleare, danno l'idea, in un taglio ottico, che essi formano una specie di bottone. Ciò, secondo me, non è altro che l'espressione di una pressione che il filo elastico opera sulla membrana nucleare, con la quale è in intimo contatto, come mostra la fig. a.

I fili assiali, dei quali, stante la loro tenue spessezza, non ne ho potuto studiare la fine struttura, scorrono in maniera sinuosa e mai in linea retta come gli Autori hanno finora disegnato, passano nei filipodii e ne formano l'asse mediano. La sostanza che riveste i filipodii è parte della pellicola, l'esistenza della quale è stata trascurata in tutte le descrizioni, ma che è evidente, come mostrano le figg. *a* e *b*, e si estende per brevissimo tratto, appoggiata sugli ultimi grossi vacuoli che segnano l'estremo limite del plasma vacuolare. — Appare, peraltro, che tali filipodii siano direttamente connessi al l'esistenza degli assi elastici, poichè sembra che questi spingano la pelli-

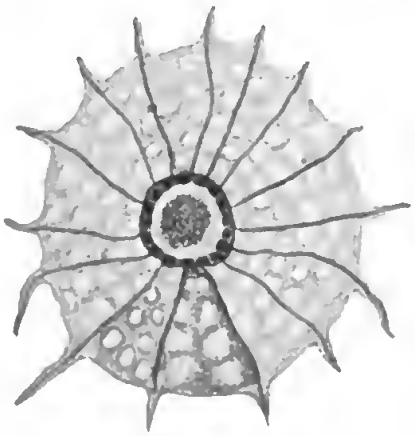


Fig. a.

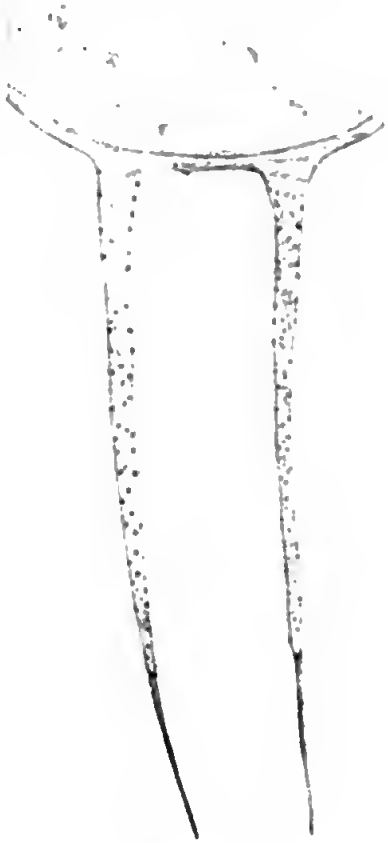


Fig. b.

cola nella loro crescenza al di fuori del corpo, venendo l'ultima in tal modo, a formare una specie di ditale attorno all'asse suddetto.

La fine struttura dei filipodii sul vivente è ben caratteristica.

La fig. *b* è presa da un animale in istato di distensione nella camera umida. Come si vede, i filipodii si elevano sulla pellicola, colla quale sono in continuità, a maniera di coni, che si troncano bruscamente, dopo un discreto percorso. A questi vi s'innesta un flagello, che si muove come una frusta, di struttura compatta anch' esso, trasparente, al quale io attribuisco la funzione di segregare sostanze appiccicaticcie, poichè è con esso che viene fermata, come in morse di ferro, la preda. La struttura del cono al disotto del flagello è l'istessa, come abbiamo detto, di quella della pellicola, però, stante la loro finezza, si può studiare per trasparenza che essi posseggono dei granuli molto rifrangenti e una rete protoplasmatica molto complicata, alla quale io credo di poter ascrivere la funzione di contrattilità dei filipodii.

È un fatto che i filipodii non hanno nulla a che fare con i pseudopodii delle Amebe; è di più affatto evidente che i filipodii hanno un' estrema somiglianza colle ciglia vibratili dei ciliati, essi si contraggono, è quindi credo un postulato logico che la loro struttura sia, se anche primitiva, contrattile.

È vero che tra la funzione delle ciglia vibratili e quella dei filipodi vi è una grande differenza, poichè i secondi non servono come propulsatori di movimento, ma è bene subito notare che gli animali che posseggono i primi hanno perduto la facoltà di nutrirsi di cibo solido, mentre i secondi sono esclusivamente adibiti ad accalappiare la preda. Per cui io ritengo che i filipodi rappresentino nn gradino inferiore che nella filogenesi precede la formazione delle ciglia vibratili.

Attorno al nucleo si osserva un alone il quale si mantiene costante in tutti i processi. Esso è seguito da nn altro alone che si colora debolmente coi colori basici e che fu identificato dallo Schaudinn come entoplasma.

Il nucleo di Actinophrys è limitato esternamente da una solida membrana che è evidente specialmente nei processi sessuali, alla quale si accolla una membrana più larga, ove sono posti l'uno appresso all' altro, in una fila regolare, bastoncelli di cromatina. Nel centro del nucleo si trova sospeso un corpo rotondo, che si tinge come la chromatina intensamente e che è composto anch' esso di due sostanze: di una acromatica e di un' altra cromatica, come si avrà agio di vedere in appresso.

Questa è la porzione labile del nucleo: quella cioè che è sempre in gioco nei processi vegetativi e sessuali, che io chiamo nucleolo cromatinico o cariosoma. — Dunque, il nucleo consiste di due

porzioni ben distinte l'una dall'altra, che mai si confonderanno. — La porzione esterna prende parte soltanto ai processi sessuali, rappresenta la porzione del nucleo stabile; l'altra, il nucleolo di cromatina o cariosoma, la porzione labile, che presiede ai processi vegetativi. — Questa distinzione, intravista dallo SCHAUDINN ed emessa come ipotesi generale sulla composizione del nucleo dei protozoi, fu poi dal GOLDSCHMIDT estesa con vigore passionale alla costituzione del nucleo dei Metazoi.

b) I processi di digestione.

Actinophrys sol prende a preferenza cibo composto di Infusorii ed è specialmente avido di Colpidii. Quando si pongono in una cultura centinaia di Colpidii, questi vengono divorati in meno di tre ore, quantunque la preda sia di maggiori dimensioni del divoratore. L'*Actinophrys* non prova la sazietà; è questa una ragione per cui bisogna essere molto accorti nel governare, poichè quando il cibo è preso in sovrabbondanza, gli animali cadono in depressione e gli esperimenti, qnindi, non si possono più seguire.

Durante il pasto mi accadde di vedere costantemente l'unione di due o più individni sotto forma di plasmogamia, onde la mia attenzione fn attratta a seguire il fenomeno di questa formazione, che è una delle attrazioni più divertenti, che offra il microscopio. Un Colpidio che va attorno all'impazzata, incontra i pseudopodi di un *Actinophrys* e vi resta ad essi attaccato. Siccome la preda non viene uccisa la per là, essa fa tutti gli sforzi per liberarsi da quei flagelli che ho sopra descritto, e per questi movimenti che durano per nna lunga pezza, il Colpidio porta in giro l'*Actinophrys*, il quale durante questo periodo ritira lentamente la sna preda. — In questi movimenti vorticosi, in questa lotta per l'esistenza, protratta fino a quando il Colpidio viene introdotto nel corpo di *Actinophrys*, preda e predante s'incontrano in un altro *Actinophrys* che coi suoi filipodi distesi, aspetta la preda all'agguato. — Questo si attacca anch'esso al Colpidio, avviluppa la parte libera di esso e per ragioni facile a comprendere, pel movimento d'inviluppo, cioè, che esso compie attorno all'infusorio, si unisce all'altro *Actinophrys* per cui ha origine una specie di associazione momentanea, la quale dura soltanto quanto la digestione della preda. In tal maniera si formano unioni di tre, quattro fino a sei individui. — La società dura qualche ora solamente e poi gli associati si disgiungono per continuare ogunno a sé e per sé i processi vitali.

Tale abbondanza di unione momentanea ha fatto descrivere la plasmogamia essere abbondantissima in *Actinophrys sol*, mentre la vera e propria non si riscontra che raramente, come vedremo prossimamente. Uccisi tali momentanee plasmogamie, chiamiamole così per intenderci, e riscontrai come fenomeni costanti, l'esistenza di un alone attorno al nucleo, che si colora intensamente coi colori basici, e la mancanza del nucleolo di cromatina nell' interno del nucleo. L'aspetto della cromatina, dell' animale e tutto l'insieme del preparato, mostrano chiaramente che è ben lungi qui si avverino condizioni che possono dar luogo ad un fenomeno di depressione. — Uccisi anche animali isolati in differenti momenti della digestione ed osservai sempre l'uscita del nucleolo di cromatina dal nucleo nel plasma e l'alone caratteristico, come si vede in fig. 2 tav. XIX.

La depressione in *Actinophrys* è di una estrema chiarezza, basta aver per un certo tempo soltanto coltivato gli animali per non confonderla con nessun altro periodo della vita vegetativa. — Poi, l'apparato cromidiale è tipico, mentre nella digestione non abbiamo la formazione di sfere di cromatina, sparse nel plasma, ma soltanto granuli che si trovano costantemente col ripetersi del fenomeno, riuniti in un alone attorno al nucleo. L'altro fatto importante si è che avevo sempre cura di prendere per l'esperimento animali in condizioni normali.

Io connetto l'uscita del nucleolo di cromatina intimamente ai processi di digestione dell' *Actinophrys sol.* È senza dubbio notevole il fatto che negli esperimenti di anucleazione nelle Amebe, viene preso il cibo, ma esso non viene interamente digerito. — È anche degno della nostra attenzione che nei pezzi anucleati degli stessi animali, i pseudopodi perdono le loro proprietà attaccaticcie. Questi esperimenti ci mostrano colla maggiore chiarezza che il nucleo è il centro delle attività metaboliche della cellula. Inoltre, l'uscita della cromatina nei processi di digestione è già un fatto acquisito alla scienza, specialmente per ciò che riguarda gli invertebrati, ma le interpretazioni di questo fenomeno variano, poichè il Mathews, contro l'opinione del Macallum, crede che la cromatina del nucleo serve a riformare il citomitoma che è stato distrutto durante la produzione del zimogeno. Io sono convinto, invece, che l'uscita del nucleolo di cromatina nel plasma di *Actinophrys*, che peraltro resta intatto ed assume un tono cromatico per granuli che si trovano sparsi nelle pareti degli alveoli, non ha altra conseguenza che la preparazione dei granuli di zimogeno che il plasma non può preparare da solo.

c) Formazione dell' apparato cromidiale.

È noto il concetto di cromidii, stabilito da R. HERTWIG, che essi non siano altro che la stretta conseguenza di una condizione di depressione, di uno stato, cioè, in cui cadono gli animali dopo periodi vegetativi funzionalmente attivissimi, per cui essi non sono più capaci di divisione, di assorbimento etc. Un fenomeno molto curioso che si presenta agli occhi dell' osservatore, si è che il nucleo aumenta assolutamente, mentre il plasma diminuisce, comparando, s'intende, con le forme normali. Questi squilibri tra plasma e nucleo avrebbero un effetto letale per l'animale, se non sopravvenisse appunto il rigetto di porzione del contenuto nucleare, in forma di bastoncelli o sfere nel plasma, susseguita dalla degenerazione di tali particoli.

Nei miei preparati di culture in depressione, si osserva nella maniera più evidente la formazione dei cromidii, la quale è unita a speciali cambiamenti del nucleo, per cui mi fermo un pò a lungo sul fenomeno.[1])

Proseguiamo nei diversi stadii queste formazioni. La fig. *c* rappresenta uno stadio sorpreso nel momento in cui il nucleolo di cromatina è straordinariamente diminuito ed è addossato alla periferia del nucleo, in atto di scaricarsi verso l'esterno, sformandosi come un sacco che si vuoti dalla sua bocca. Con la diminuzione del nucleolo cromatico, con l'entrata della sostanza cromidiale nel plasma, cioè, questi a differenza che nelle condizioni normali, presenta nelle pareti degli alveoli una elezione spiccata per i colori basici, che si riuniscono a granuli, che ivi si trovano.

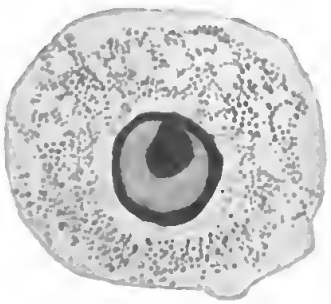


Fig. c.

La sede prediletta dell' apparato cromidiale è non immediatamente addossata al nucleo, ma attorno a questo resta tutt' affatto vuoto di sostanza cromatica un alone che mai, eccetto nei primordi e nella fine della degenerazione fisiologica, presenta tracce di cromidii. Questo è il principio dell' espulsione dei cromidii, che non s'arresta, ma continua, continua fino a quando il nucleo si è com-

[1]) Insisto ancora per un' altra ragione. Nel recente libro di HEIDENHAIN „Plasma und Zelle", l'A. ha dedicato soltanto poche righe all' argomento, sorvolando sull' importanza fisiologica di tali formazioni e sulla portata delle interpretazioni morfologiche che ad esso si rannodano.

pletamente liberato del nucleolo di cromatina, la quale si è individualizzata a zolle sparse nel plasma, come si vede nelle fig. *d*. — Nella quale, inoltre, si osserva la tipica condizione di depressione, della straordinaria crescenza del nucleo, cioè, e della riduzione del plasma.

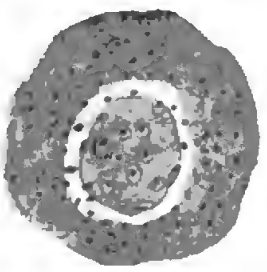


Fig. d.

Avvenuti tali fenomeni, l'animale arriva ad una stato di sosta, per cui o avviene la trasformazione in pigmento delli' apparato cromidiale, che è entrato nel plasma, e allora esso si salva; o la degenerazione continua. — Il primo dei due casi à proiettato nella fig. 30 tav. XX, ove si vede che le zolle che formavano i cromidii sono degenerate, sono diventate gialloguole, non prendendo in alcun modo i colori di anilina. — È un fatto che ho notato sempre che la prima tappa della degenerazione della cromatina presenta un colore giallo terra di Siena, come più estesamente ne parlerò in occassione dell' origine della membrana della cisti. Dopo questa degenerazione della cromatina che si è trasformata in pigmento, l'animale comincia a riprendere normalmente il cibo e continua i suoi usuali processi vegetativi. In questo frattempo il pigmento si è sempre più annerito, fino a che sussegnentamente scompare. Gli animali si sono salvati dalla degenerazione in tal modo.

Quando poi la degenerazione continua, il nucleo presenta un aspetto molto caratteristico. — Dalle condizioni ipercromatiche si è arrivata ad una condizione in cui oltre al nucleolo cromatinico che si è versato nel plasma, anche la cromatina sessuale si scioglie dal suo stroma, va nel nezzo del nucleo e si dirige verso l'esterno, attraverso la membrana nucleare, che è divenuta di una straordinaria finezza, sulla quale ho sorpreso dei bastoncelli di cromatina che tentano di attraversarla — come si vede nella fig. *d*.

In queste condizioni di estrema ipocromasia è impossibile che l'apparato nucleare si ricostituisca, poichè anche la cromatina sessuale, la più stabile, perde i suoi rapporti di equilibrio.

Inoltre, vi sono casi in cui la depressione porta infallibilmente alla morte delle culture. In esse abbiamo che le relazioni tra plasma e nucleo non sono come quelle che ho descritto precedentemente, ma completamente invertite. La fig. *e* mostra tali fatti, in cui il nucleo è restato nei rapporti di grandezza come primieramente, il plasma è smisuratamente cresciuto, è debolmente cromatico e la sua magnifica struttura alveolare non è più visible come prima. Il nucleo ha perduto la sua caratteristica, i due strati concentrici non

esistono più, vi si vedono soltanto granuli di differente grandezza, che io attribuisco alle due specie di cromatina che ho sopra descritte. — In altri termini credo che la cromatina sessuale sia quella individualizzata in granuli grossi, quella derivante del nucleolo sia individualizzata in granuli fini. Il fatto essenziale si è il notare il mescolamento della cromatina e lo sciogliersi dai suoi rapporti primitivi.

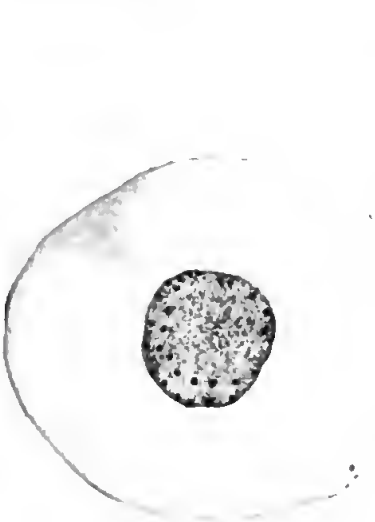


Fig. e.

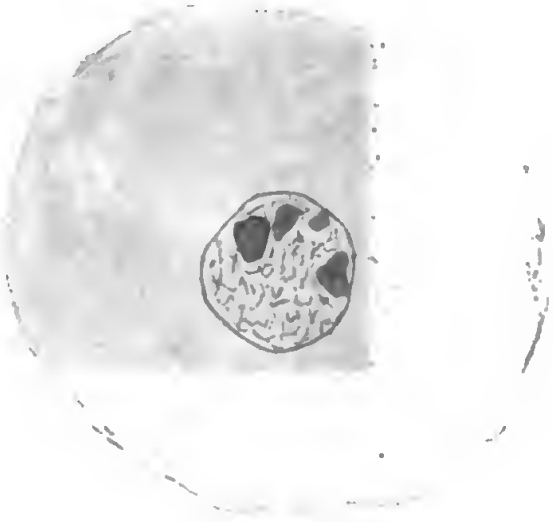


Fig. f.

In un altro caso come quello rappresentato dalle fig. *f*, si vedono le proporzioni del plasma ancora maggiori, ma l'aspetto del nucleo è ancora interessante, poichè oltre alla membrana nucleare si presenta una rete acromatica e la cromatina sessuale riunita in zolle più o meno grosse, di cui la colorazione è sempre più pallida di quella normale. Le culture dalle quali ho tolto quegli esemplari, che ho sopra descritti, sono andate perdute durante la notte.

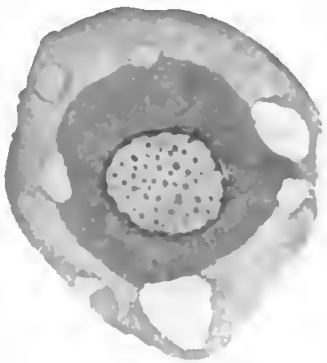


Fig. g.

La degenerazione degli animali, dopo una forte depressione, è rappresentata dalla fig. *g*, nella quale si vede che la porzione esterna del plasma è la prima a vacuolarizzarsi. Quivi scompare la struttura alveolare, al suo posto si osserva una massa bruna e dei vacuoli che indicano un inoltrato processo di disfacimento.

Ci troviamo, cosicchè, in presenza di un processo di degenerazione fisiologica, il quale si dirama, forse a secondo delle condizioni esterne

in cui vivono gli animali, in due processi finali, di cui l'uno conduce alla salvazione dell' individuo con la trasformazione dei cromidii in pigmento, cioè con la liberazione, con la scacciata del di più di cromatina all' infuori dell' individuo e col ritorno all' equilibrio primitivo; invece, quando il plasma assume proporzioni molto grandi in rispetto al nucleo, questo è il primo a risentire gli effetti di tale squilibrio ed è il primo che comincia i processi di vacuolarizzazione e conseguentemente di disfacimento. In altre parole credo che nel secondo caso, il predominio del plasma porta a tali condizioni, in cui è impossibile il ristabilimento delle condizioni primitive.

In un' altra cultura in cui i processi degenerativi erano anche inoltrati, le pareti dei vacuoli plasmatici si erano fatti di uno straordinario spessore e si elevavano come cordoni, mentre il plasma aveva assunto una tinta uniforme rosea. Alla periferia di tali animali si osservava che gli strati del plasma si staccavano come gli involucri di una cipolla, erano rigettati come in una muta. Che cosa significa questo fenomeno e quale ne sia la causa, m' è rimasto enigmatico.

d) Plasmogamia.

Nei Sarcodina, negli Eliozoi, si è osservata di frequente il fenomeno dell' accoppiamento di due o più individui, i quali, dopo un certo periodo che sono stati riuniti, si disgiungono. In questo processo non si è mai osservato che il nucleo compia cambiamenti di sorta; esso resta, cioè, come nelle condizioni dell' animale normale. Così suonano le osservazioni dello Schaudinn sull' *Actinophrys*, della Zuelzer su *Difflugia*, la quale in un animale, ove i cromidii sono esistenti allo stato normale, nega qualunque cambiamenti financo di essi. Soltanto R. Hertwig trova che, nella degenerazione di *Actinosphaerium*, qualche volta animali con nuclei giganti si riuniscono ad animali con nucleo normale, senza però aver potuto seguire le evoluzioni di tal fenomeno.

È stato un fatto che ha attratto la mia curiosità che due o più individui, riuniti in plasmogamia, presentavano nei miei preparati costantemente, una forte formazione di apparato cromidiale ed il nucleo vuoto del tipico nucleolo di cromatina. Bisognava indagare, nella maniera più logica e più sicura, lo svolgersi del fenomeno, quando due animali si riunivano. Questo feci appunto, assoggettandomi ad un lavoro molto penoso. Ponevo la mia cultura sotto al microscopio e quando osservavo due animali che erano più o meno atti alla plasmogamia, li lasciavo unire e dopo breve li cercavo

con la pipetta e li preparavo per osservare il principio del fenomeno. — Poi mettevo delle coppie vivente nella camera umida e le seguivo fino a quando si disgiungevano. Questo metodo, credo, è l'unico per mezzo del quale è possibile arrivare a risultati i quali non presentano nessun lato vulnerabile. Tali preparati hanno sempre mostrato la formazione dei cromidi, tipica in *Actinophrys*, come si vede nella fig. *h*, ove il nucleo è come quello della condizione di depressione. Il nucleo, cioè, ha perduto il nucleolo cromatinico, la rete acromatica,

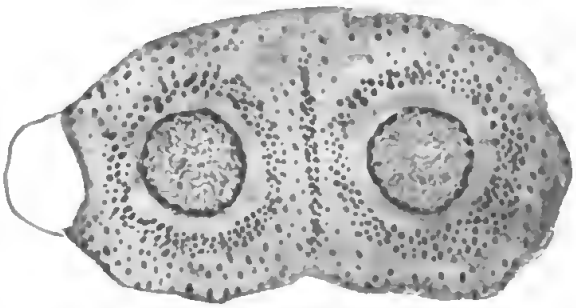


Fig. h.

al disotto della membrana nucleare non esiste più e pare abbia avuto origine la rete acromatica nell' interno del nucleo. All' esterno di questo si osserva, dopo un alone libero di cromidi, una zona in cui i cromidi vi si addensano, regolarmente; e poi, al di fuori di esso, una quantità di zolle di natura cromatica, sparse irregolarmente. Nel punto di contatto del protoplasma dei due individui, si osserva spesso un accumulo maggiore di cromidii, il quale peraltro non è sempre costante.

Dopo che i due animali sono restati qualche tempo, anche dei giorni, in unione plasmogàmica si separano e, quando sopravvengono buone condizioni, continuano a vivere. Invece, quando la cultura volge all' incistidamento, ogni animale dell' unione plasmogamica si attornia della membrana primaria e forma, ognuno per sé, una cisti. Questo processo fu per me la prova più sicura che la maniera d'incistidamento che io descrivero è l'unico ed il solo che si compia in *Actinophrys*, poichè migliori condizioni, che in questo caso, per la copulazione non potevano stabilirsi.

Gli animali che si separano, presentano qualche volta un cariosoma distinto, che si riforma, qualche altra volta i cromidii esistono come primitivamente: è difficile, dunque, se non con ipotesi che hanno un valore molto relativo, rendersi conto e penetrare il fenomeno. Notiamo peraltro due fatti: l'esistenza dei cromidii, come in

una tipica condizione di depressione, e la capacità dell'animale di prosperare dopo la separazione.

Le prove sperimentali non furono felici, poichè col caldo e col governare molto abbondantemente non se ne ricava niente; col freddo le prove non arridono neppure; soltanto colla fame si formano frequenti la plasmogamie. Tra animali giovani, appena sgusciati, che io volevo coltivare per ampliare le mie osservazioni, trovai che le plasmogamie avvenivano in grande copia. Questo fatto è facile a spiegarsi, poichè essi si trovano in tipica depressione, come dirò altrove. Dunque, la condizione fisiologica, sotto alla quale la plasmogamia avviene, è indubbiamente la fame. Su questo fatto si possono basare due ipotesi: 1) o è una condizione di non raggiungibile autofagia, o 2) è una condizione derivante dalla depressione. — Io credo che il principio dell'autofagia sia da scartarsi sensa discussione: primo, perchè gli effetti non rispondono alla causa e poi perchè gli animali hanno una cosi fine percezione per la scelta del nntrimento. Qnesto l'ho osservato più volte nell'*Actinophrys*, al quale se davo invece di Colpidii un altro infusorio qualnnque, esso non mostrava in nessuna maniera di volerlo predare e lo lasciava libero, quand' anche la fame si fosse prolungata per più giorni.

Che la plasmogamia, dnnque, sia una conseguenza di una depressione è evidente dalla mia descrizione. Constato ancora che nei processi di plasmogamia, si deve stabilire una certa corrente nell'apparato cromidiale, la quale permette la trasmissione, l'incontro dei cromidii dei due differenti animali. La dimostrazione di ciò ne è la fig. *h* nella quale si vede nel mezzo del corpo dei due animali una quantità di cromidii, proprio nel punto ove essi combaciano. Io credo di poter parlare di una vera e propria fnsione dell'apparato cromidiale dell'nno e dell'altro animale e di poter chiamare il fenomeno nel mio caso Cromidiogamia, la quale non rappresenta altro che uno scambio di cromatina, con cui è possibile che i due animali ricevano in certo qual modo novelli stimoli per le loro attività vitali. Vedremo in appresso se vi sarà un legame tra i differenti processi che si avverano nei Protozoi, quando avviene la fusione di cromatina.

e) Gemmazione.

Avevo veduto nelle mie culture un fenomeno curioso, l'esistenza di animali molto grandi accanto ad animali molto piccoli — i quali apparivano senza nna causa immediata, che determinasse un cambiamento nella condizioni di esistenza delle cnlture stesse. Feci pre-

parati dalle suaccennate culture e tanto i grandi che i piccoli avevano l'istessa struttura, con un distinto apparato cromidiale attorno al nucleo. Coltivai in appresso; gli animali prendevano regolarmente il nutrimento, crescevano e si riprodncevano. Naturalmente, la mia curiosità fu stimolata e finalmente mi riusci di trovare coppie di animali di cui l'uno più grande, l'altro piñ piccolo che era attaccato al primo, come una gemma — come si vede nella fig. *l*. — Evidentemente, su tali animali si potevano fare tutte le ipotesi possibili

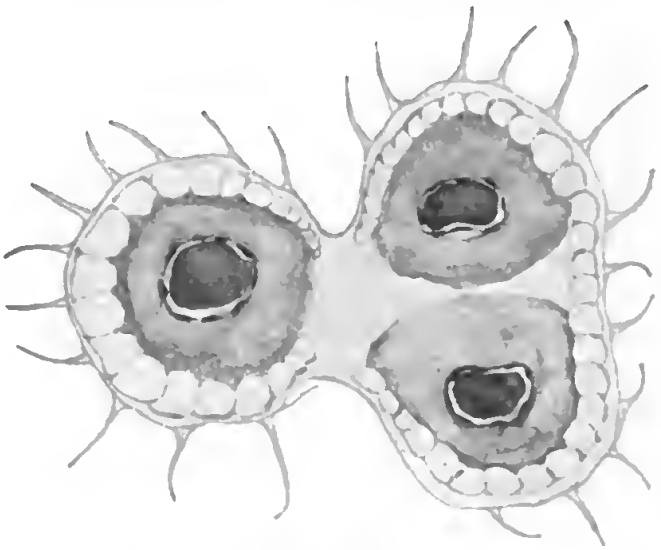


Fig. 1.

sull' origine della loro formazione, non escluso che due animali di differente grandezza potessero entrare in plasmogamia. Isolai in appresso una di qneste coppie ed ebbi per risultato che la porzione più piccola si distaccava e continuava a svolgere lontano dalla porzione materna le sue attività vitali. Ero per chiudere il mio lavaro, quando una fortunata combinazione mi mise sulla via per dimostrare che effettivamente qnel processo è nna tipica gemmazione, il quale si svolge in nna maniera che è interessante seguire.

In una cultura osservai animali dalla forma allungata; per cui credevo poter ottenere stadii di divisione mitotica, ma nel fare le preparazioni, la mia sospresa fu di trovarmi in presenza di fenomeni nucleari molto interessanti, come vedremo.

La fig. 3 e 4 tav. XIX mostrano le condizioni in cui, in massima parte, si trovavano gli animali nella cultura. Si vede dalla semplice comparazione con le condizioni normali dell' animale che il nucleo ha preso uno smisurato diametro in confronto col plasma, esso si è

allungato in una direzione, prendendo una forma allungata e presentando quasi sempre una spiccata eteropolia. — Il nucleolo cromatico è diventato specialmente compatto; la cromatina genitale, accollata alla membrana nucleare, ha assunto un altro aspetto: invece dei bastoncelli regolari, che eravamo soliti a vedere nelle condizioni normali, si osservano accumuli irregolari e grossi. — Di più, addossato al nucleo appare un grosso ed esteso alone che si tinge come la cromatina coi colori basici, il quale si deve riferire ad una forte funzionalità del nucleo e propriamente ad un apparato cromidiale. La fig. 3 mostra l'ingrossamento del nucleo ed una pronunziata eteropolia, la quale tende a formare in un certo punto della sua superficie uno strozzamento, che indica la tendenza delle due porzioni a volersi rendere indipendenti. La fig. 4 possiede un nucleo a biscotto, il quale presenta nella sua porzione mediana uno strozzamento. — Le condizioni del nucleo sono identiche a quelle descritte precedentemente.

La fig. 5 tav. XIX è una delle figure più dimostrative, ove avviene la completa separazione delle due porzioni del nucleo, che sono nell' ultimo stadio della divisione amitotica e poi si separeranno completamente l'una dall' altra. Il nucleolo cromatinico assume una posizione molto curiosa, non è più compatto e la sua cromatina si addossa alla superficie delle pareti del nucleo. In questa figura rileviamo, inoltre, che il nucleo si divide presso a poco in due porzioni eguali.

Nella fig. 6 tav. XIX, invece, le due porzioni del nucleo si sono staccate completamente, ognuna per se adesso, ma sono ineguali. In questo stadio, in cui il nucleo ha sorpassato lo stadio critico, la cromatina si trova come nelle condizioni normali, quella genitale addossata alle pareti del nucleo e il nucleolo cromatinico nel centro, senza deformazione alcuna. La fig. 7 tav. XIX mostra anche un fenomeno che io ho spesso riscontrato nella mia cultura. Per lo più si trovano tre nuclei l'uno nelle vicinanze dell' altro, i quali provengono da due amitosi successive, dando due porzioni ineguali, la più grossa delle quali si divide ancora una seconda volta amitoticamente.

I nuclei più grandi non possono provenire che da una divisione amitotica, poichè essi si presentano irregolari, e di grandezza che mai è imaginabile derivi da una divisione mitotica. Invece la fig. *l* del testo mostra con la maggiore chiarezza come da due nuclei figli di un' amitosi, il più grande forse è capace di dividersi nuovamente mitoticamente. Che i due nuclei della figura che sono dirimpetto provengono da una divisione mitotica non v'è dubbio; poichè parla in favore della mia ipotesi: l'eguaglianza loro e la forma ancora

incavata della membrana nucleare, che è tipica di una mitosi, come ho riscontrato in preparati di animali in divisione e in condizioni normali. Questo è un fatto che è acquisito oramai alla Scienza e lo SCHAUDINN istesso l'ha osservato. Io stesso l'ho osservato in animali viventi, come trovo nel mio diario, che cioè dopo che una gemma era allontanata dal corpo materno, questo si divideva mitoticamente.

Uno stadio preciso di come si forma la porzione protoplasmatica, attorno al nucleo che in via amitotica si è separata da quello materno, non m' è stato possibile osservare. È certo che nella stessa cultura si trovano numerosi stadii come quelli disegnati nella fig. *l* del testo. In uno stadio posteriore le cose si presentano come nella fig. 8 tav. XIX, nella quale si osservano che attorno al nucleo, emigrato verso la periferia, si è già formato l'ammasso plasmatico, si è già originata, cioè, una specie di gemma che presto menerà vita indipendente.

Nel descrivere il processo di formazione ho tralasciato, per non ingarbugliare la descrizione, di dire che il plasma a differenza dei processi degenerativi, si presenta tipicamente vacuolare; esso resta in condizioni di esistenza ancora come prima, ma si comporta passivo in tutte le trasformazioni, che compie il nucleo. Se diamo uno sguardo a quest' ultimo nella fig. 8, cioè, rileveremo che la differenza tra i due nuclei è enorme e che il nucleo della gemma si è reintegrato completamente nella sua capacità funzionale, presentando le sue parti componenti tutt' affatto, come nel nucleo normale. A differenza di questo il nucleo materno presenta invece una forte degenerazione; la membrana nucleare è di una finezza straordinaria, lo stroma della cromatina genitale è scomparso, nel nucleo manca il nucleolo cromatinico e la cromatina genitale è diffusa in zolle nel nucleo stesso. È probabile che il nucleo materno muoja in tali condizioni, le quali in tutti gli altri preparati di gemmazione che ho esaminato, non sono peraltro così spinte, come in questo caso, poichè, ove la degenerazione non si è spinta così innanzi, le porzioni materne reintegrano anche la loro capacità funzionale, come ho osservato sul vivo.

Riassumendo: il processo di gemmazione avviene per una crescenza del nucleo al di là della misura, tenendo conto dei suoi rapporti col plasma. Per via amitotica, che è forse la più adegnata per le condizioni di estenuamento in cui cade l'animale, considerandola io come un fenomeno passivo, quasi un rigetto di una porzione del nucleo, il nucleo diminuisce e reintegra così le sue condizioni

normali. Questo processo, credo, sia risaltato chiaro in tutti gli stadi della descrizione precedente.

È interessante tener conto per le mie considerazioni, di cui mi occuperò alla fine del lavoro che gli animali, derivanti in tal maniera, sono capaci di vivere e di riprodurzi.

Che tale sia un processo di gemmazione non cade alcun dubbio: primo, poichè la gemmazione avviene in generale per amitosi; secondo perchè la gemmazione in *Acantocistys*, secondo Schaudinn, avviene per amitosi; terzo, non vi è alcun processo al quale potrebbe riportarsi, poichè potrebbe interpretarsi come divisione ineguale il risultato finale, ma vi è il fatto che la via sulla quale il processo avviene è soltanto amitotico e non più essere alcun altro, poichè sarebbe curioso un processo mitotico che desse due nuclei figli ineguali; nè può interpretarsi come plasmogamia, prima di tutto perchè vi è il processo che scorre come una divisione amitotica, secondo io non ho mai osservato unirsi nella plasmogamia animali di differente grandezza, terzo che la plasmogamia quand' anche avvennisse tra animali di differente grandezza, il risultato finale, per le correnti plasmatiche, sarebbe quello de eguagliare i due individui. Se cosi fosse avremmo la migliore spiegazione della plasmogamia, sull'essenza della quale conosciamo ben poco.

Il processo di gemmazione, come io l'ho chiamato, è con le nostre cognizioni attuali spiegabile? Io credo che il concetto introdotto da R. Hertwig della Kernplasmarelation ci sia, al rignardo, la chiave per spiegare tal fenomeno. Nella Kernplasmarelation Hertwig sostiene il principio che vi sia un rapporto costante tra il nucleo ed il plasma, disturbato il quale avvengono nella cellula feuomeni anormali tra cui quelli derivanti specialmente della cosidetta depressione.

Questo della gemmazione è appunto un fenomeno di depressione come è facile persuadersene, dando soltanto uno sguardo alle figure della tav. XIX e a quelle di un animale normale.

Con la differenza, però, per cause a noi sconosciute, che nella gemmazione non avvengono che in minima parte formazioni di cromidii e il nucleo si reintegra in una maniera curiosa.

Esso è capace di staccare porzioni di se stesso, le quali a loro volta, come un apparato cromidiale, vengono spinti all' esterno, ma la cellula che ha acquistato in questo periodo la sua primitiva funzionalità, è capace di segregare attorno al nucleo figlio una porzione di plasma che viene, naturalmente, spinto al di fuori, senza che avvenga in esso una degenerazione. — Ha cosi origine un

bottone, una piccola gemma che, continuando la sua crescenza, diviene, dopo essersi staccata, un animale normale.

Questo mio modo di vedere non si estende, secondo me, soltanto ai protozoi, ma ancora ai Metazoi, e che in generale il processo di gemmazione altro non sia che la fine di una condizione di depressione.

f) Divisione mitotica.

È uno dei fenomeni più difficili a seguirsi della vita vegetativa di *Actinophrys sol.* Pare impossibile, come io, in migliaia di esemplari uccisi nella massima floridezza, in condizioni di depressione (Depressionszustand R. HERTWIG): alternando il digiuno alla sazietà e viceversa; sottomettendo le culture al freddo, al caldo temperato, all'oscuro non abbia avuto, in parecchi mesi di esperimenti, mai stadii abbondanti di divisione. Ne ho trovate in tutto 5 o 6, dei quali dò i disegni, che per fortuna rappresentano gli stadii principali della divisione mitotica. In generale, come si esprime lo SCHAUDINN, e come io ho potuto constatare, la divisione mitotica si svolge come in *Actinosphaerium*; perciò io mi esimo dal darne una particolareggiata descrizione.

Diamo uno sguardo alla fig. 26 tav. XX, la quale rappresenta uno stadio di preparazione alla divisione mitotica, prima della formazione della piastra equatoriale. L'animale è diventato grosso; nel plasma non si osserva cambiamento alcuno; il nucleo soltanto è oggetto di profonde modificazioni. Ora che il nucleo entra in fasi di mitosi. il suo aspetto è tutt'affatto combiato. La membrana nucleare è tenne e non si colora, come nelle condizioni normali, intensamente coi colori di anilina, ma si presenta fortemente rifrangente. Ad essa vi si attaccano una sequela di fili paralleli, i quali scorrono perpendicolarmente all'esse maggiore dell'ellissi, la cui forma ha preso in questo periodo il nucleo.

Il nucleolo di cromatina si spande in granuli fini nell'interno del nucleo, tra i fili acromatici; mentre, la cromatina genitale si spinge dalla periferia. ove era addossata alla membrana nucleare, verso il centro dell'ellissi, cioè, formando bastoncelli posti disordinatamente, i quali posteriormente, nella formazione della piastra equatoriale, formeranno un numero costante e determinato di cromosomi. L'essenziale in questo periodo si è che il nucleo si schiaccia in una direzione: movimento che si continuerà ancora fino a dare la bella figura regolare della piastra equatoriale.

Due fenomeni richiamano la mia attenzione: lo scioglimento del nncleolo di cromatina in granuli, mentre esso si presenta sempre compatto nelle condizioni di riposo; e la condizione esile della membrana nucleare. Che il nucleolo di cromatina è composto di due porzioni è chiaro nel caso della divisione cariocinetica. Nessuna migliore dimostrazione si potrebbe dare, poichè la sua condizione compatta non esiste più, invece troviamo granuli diffusi nel posto che esso occupava nella condizioni normali; in secondo lnogo la nascita dei fili acromatici è intimimamente legata al suo scioglimento e a condizioni di attività interna. La membrana nucleare individualizzatasi ora, alla qnale è legato in connesso labile la cromatina sessuale col suo stroma di sostanza acromatica, ci fà intendere che tra essa e questo stroma non esistono che rapporti di stretta contiguità. — In questo stadio non si trova mai alcuna formazione ai due poli, tale che possa ricordarci il cono d'attrazione. Da questo periodo di preparazione si passa alla formazione della piastra equatoriale, la qnale è individualizzata in una maniera meravigliosa, come si vede nella fig. 27 tav. XX. Quivi la formazione diventa più regolare, si schiaccia ancora di più nella direzione longitndinale, ed ha origine una differenziazione della membrana nucleare, la quale si distingue nettamente dal resto del nucleo, che si presenta compatto con i cromosomi all' equatore e con tracce soltanto di fili acromatici, che risaltano sulla cromatina funzionale, che si è resa ora compatta. È soltanto in questo modo che possiamo spiegarci i preparati che corrispondono alla fig. 27. È avvenuto nel passagio alla piastra eqnatoriale un movimento di contrazione di tutti gli elementi del fuso, il quale non permette la visione distinta degli elementi acromatici. S'intende a fortiori che qui è avvenuto una diminuzione di volume della massa nucleare.

Dallo stadio della piastra equatoriale che abbiamo esaminato, si passa a qnello della preparazione al diastro. Il nucleo ora subisce una trasformazione molto visibile, esso si allunga nel piano longitudinale e restringe il suo diametro trasverso. I fili acromatici si vedono ora di una nitidezza straordinaria; i granuli della cromatina fnnzionale appaiono di nuovo: è molto probabile che un fenomeno d'imbibizione è avvenuto, per cni una certa quantità di liquido è penetrata nella massa nucleare. Tale fatto si vede nella fig. 28 tav. XX, ove inoltre ci troviamo in presenza della più alta differenziazione dei coni di attrazione, che si mostrano composti come di fili aggrovigliati, derivanti dalla pressione che la distensione longitudinale del nucleo esercita contro lo stroma protoplasmatico, per la

quale forza l'enchilemma è scacciato dall' interno degli alveoli e le pareti di essi vengono accollate l'una all' altra.

Dopo questo stadio avvengono altri cambiamenti di cui il principale è quello rappresentato dalla fig. 29 tav. XX. In essa si vede che il diastro si è individualizzato in due nuclei figli, che mostrano uno stroma compatto, straordinariamente cromatico con vacuoli. I due nuclei figli sono ancora riuniti per mezzo del resto del fuso di divisione. nel mezzo del quale si vede una linea che risalta sul fondo e sulla quale vi sono sparsi dei granuli cromatici. Essi appartengono al nucleolo di cromatina e sono restati attaccati ai fili acromatici. La membrana nucleare si è individualizzata a biscotto, seguendo passivamente tutti i cambiamenti a cui l'obbligano i nuclei figli che. col loro individnalizzarsi e col loro allontanarsi, l'attirano al loro destino. — La membrana nucleare si dividerà nel mezzo del biscotto egualmente ai due nuclei figli: essa è come un retaggio che va di divisione in divisione. Se questo fatto nella divisione mitotica, nelle condizioni vegetative, cioè, non mi è stato possibile seguirlo fino alla fine, lo si vedrà meglio nei processi d'incistidamento, come si rileva dalla fig. 3 della stessa tavola

Io sono convinto che nella divisione mitotica il plasma è passivo e la sua divisione avviene per le correnti di forze che si stabiliscono nel nucleo e precisamente nella porzione di mezzo della formazione a biscotto.

---

2. Processi d'incistidamento.

a) Sull' incistidamento.

Il presso dell' incistidamento di *Actinophrys sol* fu dapprima descritto dal CIENKOWSKY, il quale ne segui i processi esteriori; poi dallo SCHAUDINN in una nota, alla quale avrebbe dovuto seguire uno studio largo sugli intimi cambiamenti del nucleo.

Lo SCHAUDINN descrive due processi d'incistidamento. Il primo compiuto da individui solitarii; il secondo da due individui che si riuniscono e dopo aver attraversato i periodi di vera e propria maturazione, danno origine alla fusione intima dei nuclei.

Seguiamo brevemente da vicino i due modi descritti dall'Autore. Il primo modo è presto detto in poche parole. L'animale ritira i suoi pseudopodi, segrega una membrana, al disotto della quale ne

nasce un' altra, che è, come dice l'*A.*, „dünnere, zähflüssige und stark lichtbrechende". Poi il protoplasma s'ispessisce, perde il suo aspetto caratteristico vacuolare, però permane ancora la vacuola pulsante per un certo tempo. Le cisti si dividono mitoticamente in due cisti figlie, le quali divengono cisti di riposo, che dopo qualche giorno danno ognuna un piccolo eliozoo.

Il secondo modo è una vera e propria copulazione come abbiamo accennato. Due individui si uniscono come abitualmente nella plastogamia, danno origine ad una cisti, dopo aver ritirato i pseudopodi. Attorno ad ogni nucleo si trova una zona di entoplasma. Ogni individuo ora segrega una membrana propria, che lo Schaudinn opina derivare dai pseudopodi. Il nucleo di ogni individuo si spinge dal centro verso la periferia e mitoticamente compie la maturazione, a quanto pare vera e propria sessuale, dando però luogo soltanto ad un corpuscolo polare. Dopo, i due nuclei maturi si fondono, dando per risultato una sola cisti con un nucleo, un sincarion, cioè. In appresso le cisti si comportano come quelle risultanti di un solo individuo, il contennto si divide, cioè, di nuovo in due nuclei, da ognuno dei quali sguscia un piccolo *Actinophrys*.

Questi i processi che lo Schaudinn descrive — il qnale ha l'unico torto di non averli direttamente seguiti sul vivo; ma dai preparati soltanto ha conchiuso nella maniera snrriferita. Da uno sguardo sommario si desume che i due processi, come sono proiettati, non sono altro che anelli di una stessa catena e che preconcetti teorici hanno fatto vedere all' *A.* fatti che in realtà non esistono. Debbo ancora aggiungere che la fig. I dall' *A.* non è niente altro che una semplice plasmogamia, nella qnale si trova costantemente quell' alone attorno al nucleo, che egli chiama entoplasma e che come abbiamo visto nei periodi vegetativi è la sede prediletta dell' apparato cromidiale, che si trova sempre in animali plasmogamici. Inoltre riempio le lacune che presento il lavoro di Schaudinn e descrivo i cambiamenti cui va soggetto il nucleo ed il plasma, sui quali ho rivolto specialmente la mia attenzione.

È meglio seguire passo passo prima sul vivente la maniera d'incistidamento che è una ed unica, per cui io segnava in vetri da orologio la cisti che seguivo durante tutti i suoi cambiamenti, nella notte compreso, fino allo sgusciamento dell' animale fresco, non una volta, ma ripetutamente, perchè io stesso volevo essere più che sicuro contro la interpretazione dei fenomeni, data dallo Schaudinn, la morte prematura del quale è stata una vera perdita per la scienza.

Ciò che risulta dapprima, quando si osserva, sotto al microscopio,

un animale che comincia ad incistidarsi, è l'estremo, visibile cambiamento nel suo habitus. Esso diventa molto più grande e appaiono due zone molto evidenti: l'una interna, molto marcata, di aspetto bruno, occupata da granuli; l'altra esterna di fili lassi che congiungono la porzione interna alla doppia membrana, che si è gia formata, omogenea e di colore giallognolo. La porzione esterna si presenta vacuolarizzata e pare già a primo aspetto sia destinata a disfarsi. In questo periodo si osserva agevolmente, non come lo SCHAUDINN dice, il ritiro dei pseudopodi, ma il loro sparire nel protoplasma. forse essi si sciolgono.

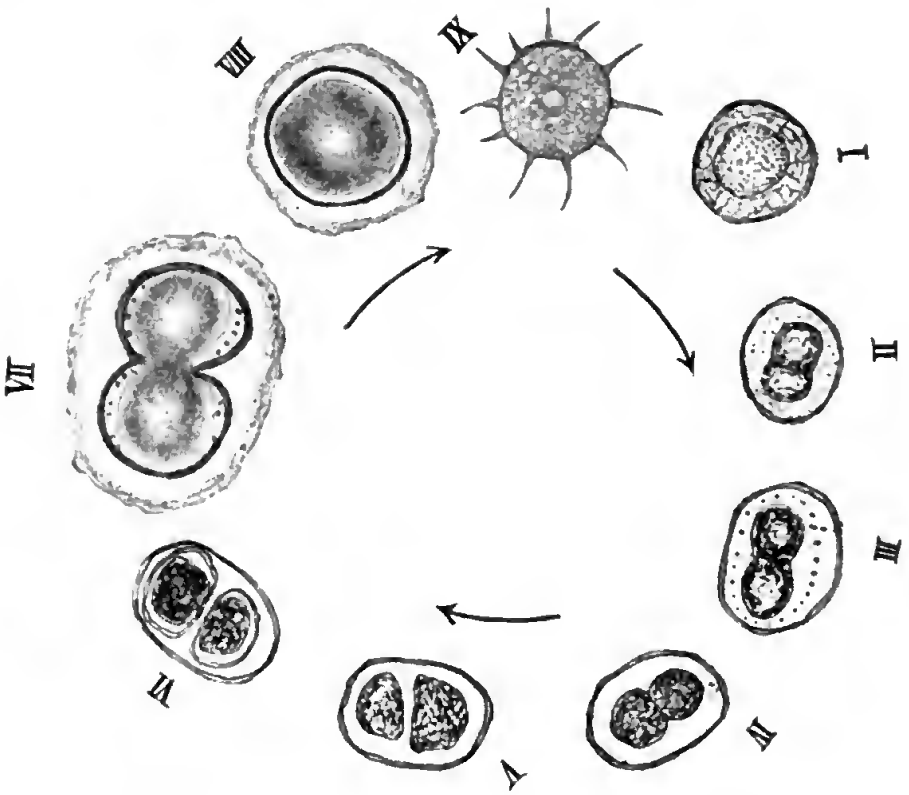


Fig. m.

Quanto più il processo si avanza, tanto meglio si fa evidente la porzione interna che risalta sull'esterna, presentando nel mezzo ove è posto il nucleo, la sua porzione più chiara, che va a mano a mano diventando sempre più oscura, quanto più si avvicina alla porzione esterna (fig. *m* testo). Vedremo nella parte riguardante la fine istologia che il colore oscuro è dato dalla cromatina che è fnoriuscita dal nucleo, durante i processi di maturazione.

La cisti, che finora era perfettamente rotonda, dopo breve periodo

di sosta, si allunga nella direzione di un diametro, diventando simile ad un nn' elessi, ma un pò irregolare. Tale cambiamento si vede che è preceduto da nna straordinaria attività del nucleo e da un forte ingrandimento di esso. Questo periodo trascorre velocemente, talchè dopo breve tempo, invece di una macchia chiara se ne vedono due, le quali indicano che il nncleo ha subito la sua divisione, dando origine a due nuclei figli. Cosi ahbiamo l'origine di due macchie chiare, poste in una massa oscura, che in seguito prende la forma di biscotto, come si vede in III, e si scinde in due porzioni, formate di una macchia chiara nel mezzo, posta in una sostanza opaca. Si ono in tal modo formate dne cellule figlie, come si vede in IV e V, le quali coll' individualizzarsi della membrana secondaria assumono ognnna un involncro, per cui le due cisti ora secondarie sono indipendenti l'nna dall' altra — però vicinissime con le loro pareti interne e rinchiuse nella membrana primaria. Il processo dal principio dell' incistidamento fino alla formazione delle cisti secondarie, trascorre in $2^1/_2$ fino a 3 ore.

Le cisti secondarie hanno sempre contorni irregolari, molte volte la membrana forma pieghe ed ho osservato molto frequentemente che esse non hanno le istesse dimensioni.

Coll' individualizzarsi della membrana secondaria, spariscono i vacuoli e i ponti protoplasmatici tra la zona oscura e la membrana primaria e restano soltanto dei punti rifrangenti molto la luce, come si vede in VI.

Le cisti figlie proseguono ora il processo di maturazione, il qnale non è visibile a fresco, poichè la membrana secondaria è spessa e si è munita di inclusioni tangenziali. — Tal processo dura dalle 13 alle 16 ore, dopo che le membrane confinanti delle due cisti figlie si sciolgono, il protoplasma dell' una e dell' altra si avvicina e si fonde; i nnclei compiono le istesse migrazioni, fino a fondersi, avviene in altri termini, l'autogamia delle due cisti secondarie, come mostra VII e VIII. — In quest' ultima è rappresentato lo stadio ultimo del processo, in cni i dne individui si sono contratti dando cosi origine ad un' unica cisti, dalla quale sguscia un solo individuo. — Debbo ancora osservare che tra la membrana secondaria e l'individuo autogamico resta uno spazio vuoto, nel quale non ho mai veduto inclnsioni. Attorno all' individuo autogamico ha origine un' altra membrana che io preferisco chiamare terziaria, a differenza dell' Hertwig che la chiama membrana vitellina. Ne vedremo poscia la ragione.

In qneste condizioni permane l'animale qualche giorno, dopo di che sguscia nn piccolissimo eliozoo.

In poche parole: un solo animale s'incistida, dando origine ad una cisti primaria, la quale per divisione cariocinetica si divide in due cisti secondarie, che attraversate gli stadii di maturazione sessuale, si fondono per dare origine ad una cisti unica, la quale rappresenta l'ultimo stadio del processo, da cni nasce un sol animale (questo è il più interessante pel nostro asserto). La nomenclatura è tolta a prestito dal magnifico lavoro dell' HERTWIG sull' *Actinosphaerium*, che rappresenta nelle conoscenze sui protozoi e sulle questioni istologiche connesse, una pietra miliare.

Dalla mia descrizione risulta che le osservazioni dello SCHAUDINN sono infondate: 1) perchè da una cisti, dopo il processo di autogamia viene fnori un solo animale e mai due, come egli pretese di vedere; 2) che non esiste mai nelle cisti derivanti da antogamia una divisione mitotica che dà origine di nnovo a dne individui, ed io ne avrei dovuto vedere; 3) che il processo scorre tale e quale come nell' *Actinosphaerium*: 4) che i due diversi modi d'incistidamento che lo SCHAUDINN ha descritto, non sono altro che periodi di un uno ed unico processo.

Lo SCHAUDINN è stato certamente ingannato dalle cisti secondarie che molte volte non fanno autogamia e pare ad un' osservazione superficiale si debbano sviluppare indipendentemente l'una dall' altra. — Quando però si tengono le cisti in esperimento, ci si convince che esse periscono e non danno mai origine ad un nuovo animale. Due di tali cisti le ho descritte nelle parte istologica e si vedrà allora come esse si comportino e come esse non possano rappresentare altro che fatti patologici.

Liberatoci di questo processo, è facile intendere che la fig. 2 dello SCHAUDINN non è altro che la rappresentazione di due cisti secondarie, derivanti da nn solo animale, le quali si preparano ai processi di maturazione e che erroreamente l'*A.* rappresenta derivata da due animali. — Nelle figure seguenti il processo scorre come io l'ho mostrato precedentemente. Senonchè la fig. 6 dallo SCHAUDINN è completamente errata e rappresenta nn fatto anormale, credo, di una cisti secondaria, che si sviluppa sola ed indipendente dall'altra, benchè contro questa opinione stia la forma rotonda, che non è caratteristica in generale di una cisti secondaria, ma peraltro ho trovato e seguito qualche volta di tali cisti secondarie, che si presentano più e meno rotonde, che non compiono la maturazione, ed in ultimo sono destinate a perire, poichè non sono più adatte a compiere i processi sessuali.

b) Processi istologici durante l'incistidamento.

Facciamoci in questo capitolo a descrivere i cambiamenti che avvengono nelle cisti. Il materiale, stante la sua piccolezza, non è il più addatto per risolvere le minutissime questioni d'istologia, purtnttavia ho tutti gli stadii, come essi gradatamente si svolgono. Mi sono servito sempre di preparati in toto e di tagli.

Quando l'animale è al principio dell' incistidamento, ci troviamo in presenza di fatti importantissimi. Il nucleo, come ho mostrato precedentemente, è formato di due porzioni, di una esterna e di nn' altra interna. — La prima l'ho omologata alla cromatina che ci occnperà in tutti i processi genitali (Geschlechtskern Schaudinn-Goldschmidt); e la seconda è la cromatina che in tutti i processi vegetativi è sempre in azione (fnnktioneller Kern Schaudinn-Goldschmidt). La cromatina dei processi vegetativi esce dal nucleo e si spande nel plasma, formando una zona di plasma straordinariamente cromatinica, che presenta spiccate qualità di elezione coi colori basici. In fatti, col carminio boracico essa si colora intensamente.

La fig. 1 tav. XX mostra tali rapporti. Il nucleo è formato, in questo momento, non più di due porzioni come prima, ma soltanto del nucleo sessnale, il quale non resta più come nei processi vegetativi sulla membrana nucleare, ma si risolve in piccole sfere, che abbandonano la primitiva posizione per porsi nei nodi della rete acromatica, che in qnesto periodo si è formata all' interno del nucleo. La membrana nucleare è di un'evidenza straordinaria ora, come in tutti i processi sessuali e vegetativi come abbiamo detto. Nel primo periodo d'incistidamento abbiamo innanzi a noi, due fatti importantissimi: espnlsione del nncleo funzionale, scioglimento della cromatina sessuale dai suoi primitivi rapporti e formazione della rete acromatica.

Alla zona cromatica attorno al nucleo segue un' altra zona, la qnale come si vede in fig. 1 tav. XX non presenta più alcuna struttura, ma è occupata da ponti protoplasmatici, che vanno dalla parte cromatica fino alla membrana. La membrana della cisti si presenta gialla e a doppia parete. — Donde essa in questo stadio provenga o da trasformazioni della cromatina rigettata dal nucleo o da ispessimento della pellicola esistente in tutti i periodi vegetativi, cioè, non è facile dirlo, per quanto ci sarà facile negli stadii posteriori.

Qui, in qnesto primo stadio, a differenza di come avviene nella divisione dei periodi vegetativi, la preparazione alla mitosi si compie per mezzo di un fenomeno di regolarizzazione, di equilibrio tra il

plasma ed il nucleo. — Come avvenga la formazione del fuso di divisione non ho potuto segnirlo, come mi è stato possibile nella formazione dei processi di maturazione. Gli stadii di passaggio sono molto rari, talchè in centinaia e centinaia di cisti uccise, ho trovato soltanto due cisti in cariocinesi primaria (Primärkaryokinese HERTWIG). — La fig. 2 tav. XX è uno stadio in cui il fuso permane ancora e ai due poli si formano i due nnclei figli, i qnali si presentano compatti, con strie che li attraversano.

Il plasma si presenta carico di cromatina e ai poli del fuso di divisione non ho rintracciato alcnna formazione che potesse darmi l'idea di coni di attrazione. — La membrana nucleare persiste. come in tutte le trasformazioni che seguiremo in appresso.

La fig. 3 tav. XX rappresenta uno stadio bellissimo. il quale mostra i due nuclei figli più ingranditi e in cui appaiono evidenti i granuli di cromatina. Questi ora si sono individualizzati, presentandosi posti in una massa compatta, che è certamente formata della porzione acromatica, che posteriormente diventerà più lassa, perdendo in tal modo la sua primitiva elezione spiccata per i colori cromatici.

La membrana nucleare è evidente e mostra come essa si restringe nel mezzo per dare origine alle membrane dei rispettivi nuclei figli. — Questo è un caso nel quale, credo io, non si possa parlare di assorbimento della membrana nucleare, ma il preparato mostra matematicamente che essa viene tramandata nelle diverse mitosi dalla cellula madre a qnelle figlie.

Il plasma estremamente cromatinico, occupa ancora la zona che ho descritto precedentemente. Ora si osserva un fenomeno curioso.

Si rinvengono, all aperiferia di tale zona, una quantità di sferette fortemente rifrangenti, che io ho diseguate nella fig. 3 tav. XX.

Esse si pongono l'una appresso all' altra e con predilezione alla superficie esterna di separazione della zona cromatica, però è facile incontrarne anche sparse al disotto. Esse presentano un corpo compatto, il qnale. in questo stadio di trasformazione, si tinge ancora col carminio boracico di una tinta rosa pallida. — Io ritengo tali sferette, come la trasformazione delle zolle di cromatina, le qnali si allineano l'una appresso all' altra, si fondono e danno origine alla membrana secondaria, che nasce in questo periodo appunto.

Si sa che la membrana della cisti è di natura albuminosa; si sa ancora dai lavori della ZUELZER, del NERESHEIMER, del PRANDTL quali trasformazioni può subire la cromatina, perciò credo tutt' affatto gnistificata la interpretazione che dò alla formazione di quelle zolle cromatiniche e al loro destino. Cosi ci possiamo spiegare,

come, nella porzione esterna, che è destinata a perire, si trovano nelle osservazioni sul vivo, granulazioni fortemente rifrangenti: esse non sono altro che zolle cromatiche trasformate, che vengono rigettate dall' organismo. In qnesto periodo della formazione della membrana secondaria, la zona esterna diviene sempre più lassa fino a che sparisce.

I nnclei attraversano un periodo di forte crescenza e s'individualizzano in due nuclei figli, che come si vede nella fig. 4 tav. XX, presentano tutti i caratteri dei nuclei prima dell' iucistidamento, cioè formati di nna porzione esterna, cromatina sessuale, e una porzioue interna, cromatina vegetativa. Donde l'organismo prende la cromatina necessaria per tale sistematizzazione è evidente, poichè la cromatina esistente nel plasma diviene meno compatta, appaiono nel protoplasma posti, ove non se ne rinviene traccia alcuna, è certo dunqne che il nucleo s'integra a spese della cromatina esistente nel plasma, che è poi quella che il nucleo, prima della cariocinesi, primaria aveva espulso.

In questo stadio esiste la membrana secondaria ben sviluppata a doppia parete, di color gialloguolo, con la nascita della quale entriamo in un altro periodo di sviluppo, ben iuteso che la membrana primaria persiste ancora.

Debbo notare che la membrana secondaria, quando è già bell' e formata ha l'istesso colore delle zolle di cromatina in trasformazione, di cni abbiamo parlato a proposito della divisione cariocinetica primaria.

Seguendo ancora il processo, si vede, come nella fig. 5 tav. XX, che i nuclei sono ingranditi ancora di più che nello stadio precedente, mostrando una bellissima rete acromatica, ai nodi delle quale s'incontra la sostanza cromatica in sferette, e delle sfere di cromatina di una grandezza rilevante.

La membrana nucleare si presenta distinta e magnifica; però ad essa non si trovano accollato i bastoncelli di cromatina sessuale, come precedentemente.

Qnesto è lo stadio in cui succede una seconda sistematizzazione del nucleo e l'ultima, poichè qui si prepara la cellnla alla definitiva matnrazione sessuale. Ora, la membrana secondaria, quasi nel mezzo tra i due nuclei figli, s'inflette e divide la cisti con due nuclei in due organismi l'uno separato dall' altro, ma che sono contigui, rinchiusi nella membrana primaria. In tal modo hanno origine le cisti secondarie delle quali seguiremo da questo momento le evoluzioni. A questo punto è bene esplicare il destino delle sfere di cromatiua,

che si trovano in numero di due o più nel nucleo in attività, sono compatte da principio e mostrano nn alone chiaro, molto distinto attorno ad esse, come nella fig. 7, nella quale si vede la fine struttura del nncleo, come ho pocanzi descritto.

In uno stadio posteriore, le sferule di cromatina si scavano internamente, presentandosi come un anello che rinchiude una porzione incolora, come si vede nella fig. 8 e 9 tav. XX. — Tali formazioni sono nucleoli veri e proprii, dati, senza dubbio, del resto, dalla cromatina vegetativa, che nel secondo periodo si riforma nel nucleo. Quale destino compiano questi nucleoli mi è difficile asserirlo. Soltanto noto che in questo periodo cade un' altra formazione, qnella dei cromosomi, perciò opino che le sostanza dei nncleoli viene impiegata alla costruzione di essi. Dednciamo ancora che i cosidetti nncleoli sopo formati di una sostanza acromatica e di un' altra cromatica.

Nella fig. 8 si osserva con la maggiore chiarezza la formazione di linee nelle quali sono posti l'uno dietro l'altro grannli di cromatina, uniti da una sostanza acromatica, che nei preparati è di nna evidenza meravigliosa. In tutti i preparati e in tutti gli stadii fino allo sviluppo dell' animale fresco, vi è sempre un apparato cromidiale nel plasma, straordinariamente evidente.

In questo stadio, dunque, la rete acromatica si scinde in fili, i quali attraversano il nucleo da un polo all' altro. Questo è lo stadio della preparazione del fuso di divisione, il quale in *Actinosphaerium*, come in *Actinophrys*, non ha propriamente la forma di un fuso, ma è quasi ovalare, a contorni mal regolari e coi poli appiattiti.

Non ho potuto seguire la formazione dei cromosomi, essendo gli elementi di una straordinaria piccolezza, ma è evidente, del resto, che il nncleo si allnnga in nna direzione e i fili acromatici si pongono parallelamente l'uno all' altro, snlla lunghezza dell' asse maggiore, poichè in questo stadio il nucleo non è più sferico.

Nella formazione della piastra equatoriale i cromosomi, che derivano dalla fusione dei granuli che si trovano sui fili acromatici, si spingono nel centro — individualizzandosi in corti bastoncelli in numero, che oscilla, tra i 24 e i 30. Ai due poli del nucleo, nell' asse della maggiore lunghezza, trovo in qnesto stadio i coni di attrazione, i quali presentano la struttura di un reticolo molto compatto come mostra la fig. 9 tav. XX. — A che cosa è dovuto questa struttnra? Dal principio dell' incistidamento fino alla fine non si osserva più

la magnifica struttura vacuolare che altrimenti si vede, con la maggiore chiarezza, nell' animale ed in tutti i suoi periodi vegetativi; io credo di appormi al vero, ritenendo, che detta struttura vacuolare non sparisce, ma è soltanto nascosta della straordinaria quantità di cromatina che si trova nel plasma e dalle contrazioni che deve subire la massa plasmatica nei diversi periodi di trasformazione. Una prova che la struttura del protoplasma vacuolare esiste, ce la dà indirettamente la formazione dei coni di attrazione, i quali si presentano a struttura filare, come un gomitolo compatto. Senza dubbio, tale struttura deriva dalla pressione che esercita il nucleo, che s'ingrandisce, contro i due lati, spingendosi sempre ed invadendo la porzione che il plasma prima occupava. Tale considerazione ci rende un poco di chiarezza sulla struttura del protoplasma, nel quale bisogna ammettere una struttura continua, che a secondo delle sue condizioni funzionali presenta struttura vacuolare o fibrillare, come è evidente nel caso di *Actinophrys*.

Oltre a questa considerazione me n'è permessa un' altra: che i cosidetti coni di attrazione, cioè, non hanno nulla a che fare colla meccanica della divisione mitotica e non sono altro che l'espressione di una cambiata struttura del protoplasma.

Dopo questo stadio si forma quello del diastro, in cui i cromosomi si dividono e emigrano verso i poli. Ai poli del diastro come si vede nelle fig. 10, si formano con la maggiore evidenza due corpi polari all' interno del nucleo, verso i quali si spingono i cromosomi per incorporarsi in esso. I cromosomi, spinti sempre verso i poli, diventeranno, dopo, un'unica e sola massa compatta con i corpi polari — come si vede nella fig. 11 tav. XX. In questa figura si osserva una grande differenza tra i due nuclei figli: in d'ora si può stabilire quale sarà il corpuscolo polare. Mi sono dato pena per poter constatare in questo stadio il destino della membrana nucleare, ma con evidenza non mi è stato possibile.

Adesso il nucleo compatto cresce, cresce, facendo risaltare i granuli cromatici, abbiamo una ripetizione come dopo la cariocinesi primaria, ed il corpusculo polare si rende alla periferia in vicinanza della membrana della cisti, restando sempre come una massa compatta, destinato, forse, ad essere scacciato o riassorbito.

Dopo la formazione del primo corpuscolo polare v' ha senza dubbio quella del secondo che io non posso dire con la maggiore sicurezza di averne constatato l'esistenza — poichè pare che il primo resti poco tempo pervio. Che esso vi sia, sono costretto ad ammetterlo, perchè è risaltante nei miei preparati un' altra specie

di mitosi che è differente da quella che dà origine alla formazione del primo corpuscolo polare.[1])

Ma proseguiamo con ordine nella descrizione delle figure.

La fig. 13 rappresenta un periodo di crescenza del nucleo, derivante dalla prima divisione di maturazione; la fig. 14 quello, secondo me, della formazione della piastra equatoriale. Come si vede, le cose trascorrono come abbiamo descritto prima; senonché, nella formazione della vera e propria piastra equatoriale, si vede che il fuso, fig. 15, si presenta con tutt' altra fisionomia che il primo fuso di divisione come in figg. 9, 10, 11.

Qui abbiamo una formazione, la quale risalta a primo aspetto differente dalla prima. La fig. 14, particolarmente, mostra un fuso di divisione, di cui la forma è affato diversa da quello che abbiamo riscontrato nella prima divisione di maturazione: è cioè più regolare, più snello e forma ai due poli una punta arrotondata.

Di più, i fili cromatici vanno, con una chiarezza meravigliosa, da un polo all' altro, insomma tutto il complesso dà la convinzione che le due cariocinesi di maturazione trascorrono in modi differenti e non sono cose che si possono classificare sotto lo stesso momento. — Inoltre la formazione del diastro, come si vede nella fig. 16, presenta anche caratteri notevolmente differenti da quello della prima divisione di maturazione. Esso si accorda e si pone accanto, come immediato stadio, alla fig. 14. È innegabile che l'habitus in questo stadio è anche differente da quello della fig. 10, e non si può interpretare che come appartenente ad un altro ordine di cose.

Io credo che gli stadii, come nella fig. 14, 15, 16, non possono che condurre ad una sola conclusione, che cioè: esiste una seconda divisione di maturazione, la quale dà origine al secondo corpuscolo polare, ma per le condizioni in cui scorrono le due divisioni di maturazione non è possibile sorprenderne la loro formazione l'una accanto all' altra. Io credo che tra la formazione del primo corpuscolo polare e quella del secondo, vi debba passare un lasso di tempo

---

[1]) Durante la correzione delle bozze di stampa è uscito un lavoro del KEYSSELITZ „Studien über Protozoen" nella stessa rivista Bd. II 2—3 Hefte sullo stesso argomento. — Il KEYSSELITZ, in riguardo al fenomeni sull' incistidamento, resta collo schema dello SCHAUDINN, che naturalmente è errato, come ho detto sopra e aggiunge di aver trovato il secondo corpuscolo polare. Io dubito fortemente che il corpuscolo ruhricato per polare dal KEYSSELITZ sia effettivamente quello poichè di quei corpi di cromatina ne ho trovati qualche volta anche più d' uno.

rilevante, il quale permette la disparizione del primo innanzi che si formi il secondo.

Che il secondo corpuscolo debba esistere è un postulato oramai a cni non sfugge nessun processo di maturazione.

A qnesto processo non può sfuggire nemmeno *Actinophrys* per la ragione ancor più convincente che, se tutti i processi in questo animale scorrono nelle loro intime particolarità come in *Actinosphaerium*, non saprei comprendere perchè proprio dovrebbe mancare uno dei fatti più salienti e caratteristici della maturazione, qnando non ci è permesso nemmeno pensare ad nn fenomeno di partenogesi; poichè, primo, anche in questi, come la moderne osservazioni ci apprendono, esiste la formazione del secondo globulo polare; e. secondo, che nell' *Actinophrys*, come in *Actinosphaerium* non si può pensare ad una partenogenesi, quando ci troviamo in presenza di una vera e propria coniugazione di due isogameti.

Lo Schaudinn non aveva visto la formazione del secondo globnlo polare; a me non consta matematicamente, ma dai miei preparati si pnò concludere per la sua presenza.

Nella fig. 16 si vede ancora la condizione spiccata di eteropolia, la qnale è più evidente nella fig. 17, dopo che il diastro si è individnalizzato nei due nuclei figli, i quali si presentano di differente grandezza, restando però il globulo polare di dimensioni molto piccole e spingendosi verso la periferia. In qnesto periodo, dopo la maturazione, cioè, avviene quello di crescenza, ove si ripetono i fenomeni che ho precedentemente descritti per la prima divisione di maturazione. La fig. 18 è nno degli stadi più caratteristici, ove pare che la crescenza è data da un fenomeno d'imbibizione. Qui è evidente che la cromatina, resta per un certo periodo eguale a quella della fig. 17, ma tra essa e la membrana nncleare vi è nno spazio, il quale posteriormente sarà occupato dalla cromatina che non sarà più cosi compatta come precedentemente, ma si frantumerà in granuli, sparsi per tutta la superficie del nucleo. — Il quale s'ingrandisce sempre più fino a che arriva un periodo di sosta nella sua crescenza: esso si riorganizza come mostra la fig. 19. — A me è parso di vedere che la cromatina ha preso dne differenti aspetti; di granuli fini e grossi, come è rappresentato dalla fig. 19.

Io sono inclinato a credere che ora nel nucleo avvenga la separazione del nucleo genitale e di quello funzionale, separandosi la cromatina che si è tramandata dalla cellnla madre a quella figlia, da quella che si è accumulata nel nucleo per un processo di crescenza.

In tal modo avviene che noi possiamo rappresentarci che i due

nuclei sono sempre esistenti separati e che solo in periodi di elevata funzionalità ci possono parere fusi. I granuli più grossi vanno verso la periferia e si addossano alla membrana nucleare, così ha origine visibilmente la prima differenziazione del nucleo in due porzioni. In questo periodo il nucleo resta con una membrana evidente e con dei bastoncelli ivi addossati, che si tingono coi colori basici molto più intensamente che il resto della cromatina. Le due cisti secondarie che restano fino a questa momento l'una vicino all' altra, con le pareti interne quasi a contatto e rinchinse nella membrana primaria, compiono per mezzo dell' assorbimento delle pareti interne divisorie, l'autogamia. — Il fenomeno scorre tale e quale come nell' *Actinosphaerium*, colla fusione del plasma e collo spostamento dei due nuclei, verso il centro, che vanno l'uno verso l'altro. I due nuclei si avvicinano fino a toccarsi, come nella fig. 21 e 22 e pare che si comprimano, per cui dalla figura rotonda che prima essi avevano, ci troviamo ora in presenza di una forma allungata in una sola direzione, quasi una ellissi derivante da schiacciamento. Le pareti contigue dei due nuclei vengono assorbite, come mostra la figura 22, nella quale avviene una vera e propria fusione della cromatina dei nuclei delle due cisti secondarie.

Il sincarion risultante si arrotonda e prende in questo periodo la forma sferica con le due cromatine differenti caratteristiche.

Descritto le trasformazioni del nucleo è d'uopo seguire quelle cui vanno soggette le altre parti componenti la cisti.

Quando le due cisti secondarie perdono le loro pareti divisorie, le due membrane si congiungono superiormente ed inferiormente e danno origine ad una cisti con due nuclei di forma ovalare. L'apparato cromidiale segue le vicende delle altre porzioni della cisti e la membrana si vede ancora pieghettata, omogenea e di colore giallognolo.

Colla fusione e l'arrotondamento del nucleo si arrotonda anche la cisti in una sfera perfetta, la quale è diventata ora meno trasparente e pare presenti dei corpi molto rifrangenti inclusi. Ad una osservazione più accurata però si vede che non sono corpi, simili a piccoli bastoncelli, che sono inclusi nella membrana della cisti, ma è un semplice fenomeno di degenerazione di essa, la quale si disgrega a strati, che naturalmente non possono apparire concentrici in una preparazione in toto o in tagli al microtomo. Questo fenomeno segue parallelo ad un altro, di cui prossimamente parleremo, ed è la contrazione del reticolo plasmatico, che occupa, dopo questo fatto, uno spazio più limitato e non resta più a contatto con la membrana della cisti. Come è facile comprendere, la membrana

degenera per mancanza di nutrimento, che non riceve più dalla cromatina che vi è sparsa nel plasma. Che questo fenomeno esista, non ho bisogno di dimostrazioni. Basta dare uno sguardo alla figure 23, 24 e 25 per convincersi del mio asserto, che cioè le diverse membrane delle cisti provengono dalle trasformazioni dell' apparato cromatico, che vi sia una tendenza dell' apparato cromidiale ad uscire dalla cisti e a degenerare, poichè contraendosi l'organismo si origina nna terza membrana (Dottermembran di R. Hertwig); che credo di aver dimostrato non essere niente affatto dissimile, per la sua origine e composizione dalla primaria e dalla secondaria. Ancora è evidente che, sia la membrana primaria, che la secondaria, spariscono, degenerano, quando esse non sono più a contatto col corpo dell' animale, per cui questo fenomeno di degenerazione non si può altrimenti interpretare che come la conseguenza di mancanza di trofismo.

Abbiamo tralasciato qualche fenomeno interno che si svolge nella cisti, cioè di come si comporta l'apparato cromidiale.

Nella fig. 20 e 21 si vede che, attorno ai nuclei che compiono l'autogamia, esiste un alone il qnale non è occupato da sostanza cromatica. È facile spiegare che esso è lasciato dalle contrazioni che subiscono i due nnclei che si fondono. Tale spazio appare più evidente nella fig. 23 al limite, ove comincia l'apparato cromidiale, dei bastoncelli che si colorano intensamente con il carminico boracico.

Io credo di poter omologare queste formazioni che si riuniscono a formare nno strato concentrico al nucleo, alle Dotterplattchen di R. Hertwig.

In un periodo posteriore avvengono delle correnti nel plasma ed nn mescolamento dell' apparato cromidiale, per cui l'alone incolore attorno al nucleo, si riempie di sostanza cromatica, le piastre vitelline non esistono più, il contenuto della cisti si è ridotto ancora a minori proporzioni, è nata la terza membrana, la quale si presenta come nella fig. 24. — Donde proviene la terza membrana?

Dopo le mie osservazioni sull' origine della membrana secondaria, è più facile spiegare la derivazione della terza. Essa è senza dubbio dovuta all' emigrazione dell' apparato cromidiale nella zona chiara attorno al nucleo; al restare delle piastre allineate e alla loro fusione e degenerazione, come per la membrana secondaria. Le porzioni di plasma che occnpavano lo spazio interposto tra la membrana terziaria e la membrana secondaria degenera. La membrana terziaria si presenta a doppia parete, di colore giallognolo, come le altre.

Dopo breve tempo di riposo si ricostituisce il plasma vacuolare

come nell' animale in condizioni vegetative, però permane ancora la membrana secondaria e terziaria fino a che, dopo qualche giorno, sgusciano i piccoli *Actinophrys* che acquistano i pseudopodi. — Se si preparano gli animali appena sgusciati, oltre a trovarli di differenti dimensioni, si rinvengono pieni di sostanza cromatica nel plasma, di un vero e proprio apparato cromidiale, cioè, a spese del quale l'animale è restato in vita e gli serve ancora nei primordi della sua esistenza.

Poche parole sulla degenerazione, che ho osservato nell' incistidamento, non saranno fuori di luogo. Devo distinguere due fenomeni che ho riscontrato: l'uno al principio dell' incistidamento e l'altro nelle cisti secondarie che non compiono l'autogamia.

La fig. 1 tav. XIX rappresenta una cisti al principio dell' incistidamento. Le sue proporzioni gigantesche in rapporto a quelle delle cisti normali sono molto rilevanti. Sotto quali condizioni essa abbia luogo non è facile il dirlo; è certo però che esse sono destinate a perire. Se ne incontrano spesso nelle culture che cominciano a dare cisti. — Nella fig. 1, dunque, è il nucleo la parte più rilevante e che ci occuperà molto brevemente. Esso si è ingrandito straordinariamente, la sua membrana è molto fine, la sua cromatina genitale è in parte disposta a zolle, in parte si è sciolta in granuli, che a poco a poco emigrerà dall' interno del nucleo. Il nucleolo cromatico è pressocchè sparito, si trova soltanto in tracce ridotto, composto di granuli che alla fine del processo saranno certamente anch' essi espulsi. All' infuori del nucleo si trovano una quantità di granuli che si rinniscono a lembi con la base maggiore accollata alla membrana del nucleo e con la punta tirata verso la superficie esterna della zona cromatica, alla periferia della quale si trovano dei bastoncelli di cromatina, compatti, i quali si tingono cosi intensamente come la cromatina genitale. Essi formano una corona attorno attorno alla zona cromatica. È interessante che, sia nell' interno del nucleo, sia nella zona cromatica, lo stroma fondamentale si colora differentemente dal plasma. Esso pare sia occupato dalla sostanza acromatica che è senza dubbio fuoriuscita con la cromatina. Queste formazioni sono omologhe a quelle trovate dall' HERTWIG nell' *Actinosphaerium* che egli descrive come nuclei che tendono all' ipocromasia, a condizioni, cioè, anucleate, raggiunto le quali gli animali muoiono.

Un altro fenomeno interessante è quello che presentano le cisti secondarie. La fig. 9 tav. XIX proviene da cisti che non hanno compiuto l'autogamia. Esse furono da me tenute in esperimento per 10 giorni, passato i quali le uccisi. — Vi sono diseguate due cisti

secondarie. I fenomeni di degenerazione sono evidenti. Il nucleo è divenuto ipercromatico, compatto, come una massa di cromatina, in cui non è possibile osservare alcuna struttura.

Il plasma si presenta sempre vacuolare e carico di cromatina diffusa, l'aspetto istesso generale è l'indice migliore della degenerazione cui esse sottostanno.

Le due cisti rappresentano ancora i processi cui essi vanno soggetti nella loro involuzione; e cioè che il plasma a poco a poco degenera, diventando vacuolare. — Io credo che la causa, per cui le cisti non compiono il loro ciclo normale, è data indubbiamente dalla mancanza di maturazioni sessuali, senza delle quali i nuclei non possono fondersi e cominciare una novella esistenza.

Tali cisti in degenerazione sono quelle che lo Schaudinn ha descritto come „Danercysten", credendo al loro sviluppo.

c) Conclusioni e considerazioni.

Nell' animale normale si distingue attorno al plasma vacuolare una pellicola la quale è la stessa sostanza che forma i pseudopodi — di modo che il plasma vacuolare non forma parte dei pseudopodi. — Questi sono forniti di un flagello al loro estremo, al quale io attribuisco qualità appiccicaticce.

Il nucleo di *Actinophris sol*, in condizioni normali, è formato di due porzioni ben distinte l'una dall' altra, l'una esterna fatta di sostanza acromatica nella quale sono posti bastoncelli di cromatina e appoggiata alla membrana nucleare; l'altra è un corpo rotondo, sospeso nel centro del nucleo, compatto, il quale rappresenta la porzione labile del nucleo nei processi vegetativi e sessuali, a differenza della prima che forma nei processi sessuali la cromatina che viene tramandata da generazione in generazione.

Perciò, credo essere autorizzato dallo svolgersi dei processi vitali, ai quali sono legate in diversa maniera le due porzioni del nucleo, di poter parlare nella maniera più assoluta che il nucleo di *Actinophrys sol* ha effettivamente una differenziazione della cromatina in vegetativa e sessuale. — La prima è localizzata nel nucleolo di cromatina.

I processi di depressione (Depressionszustand di Calkins e R. Hertwig) mostrano tale organizzazione nella maniera più evidente. Di fatto, quando la depressione è sopravvenuta, l'*Actinophrys* per stabilire un equilibrio rigetta nel plasma il contenuto cromatico del nucleolo di cromatina, quasi come una zavorra della quale può momentaneamente liberarsi per continuare a vivere e moltiplicarsi.

La cromatina sessuale, quando non resta intatta, è seguo della morte dell' individuo. Come si rileva dalla mia descrizione, essa rappresenta la parte gelosamente custodita, il minimum per la vita e pel mantenimento dell' individuo.

Senza dubbio la localizzazione e la divisione della cromatina rappresenta un tipico esempio di divisione di lavoro, il quale porta ancora utile all' individuo, facendogli risparmiare energie e possibili perdite di porzioni indispensabili.

La plasmogamia, che io ho chiamato forse più propriamente cromidiogamia, non rappresenta altro che nn fenomeno di depressione — poichè anche in questo caso il nucleolo di cromatina viene espulso sotto forma di cromidii. I quali è possibile si mescolino nei due animali e diano luogo cosi ad un fenomeno di ringiovanimento.

La ZUELZER chiama copulazione il fenomeno che avviene tra due *Difflugie* che vanno l'una nell' altra, restando però i nuclei senza cambiamenti, mentre i cromidi si mescolano. — A me sembra che copulazione ha un significato determinato per noi, quindi credo che il fenomeno descritto della ZUELZER vada meglio determinato col nome di *cromidiogamia*; o se si vuol tener conto del destino dei cromidii in *Difflugia*, si può parlare in tal caso di sporeziogamia.

La gemmazione, secondo me, è un fenomeno anch' esso dovuto alla depressione. Il nucleo aumenta a spese del plasma in maniera da stabilirsi uno squilibrio tra esso e questo. La Kernplasmarelation (R. HERTWIG) viene ad essere in disquilibrio per cui il nucleo rigetta porzioni di se stesso, le quali possono dar vita a nuovi individui molto piccoli, che dopo crescono e si moltiplicano. — Col concetto della Kernplasmarelation si spiega in generale la gemmazione anche negli altri organismi e il fenomeno enigmatico che dopo un processo amitotico cioè, che dà luogo a porzioni di nucleo che formeranno le gemme, SCHAUDINN ed io stesso abbiamo osservato una divisione mitotica.

Appunto, in un certo momento in cui il nucleo si è liberato di una porzione di se stesso, si è trovato in condizioni tali, in rapporto al plasma, che ha raggiunto la Teilnngswachstum, come la chiama R. HERTWIG.

La divisione mitotica scorre come in *Actinosphaerium eichhorni*. È uno dei fenomeni più attraenti, ma che io ho osservato pochissime volte, per cui non mi sono state possibili nè stabilire misurazioni, nè esperimenti. L'incistidamento è una condizione di depressione, come in ogni cellula sessuale. Però alla forte depressione va unito

ancora la condizione che esso rappresenta l'ultimo anello di uno sviluppo ciclico, cioè ogni individuo, secondo me, dopo essersi moltiplicato, si propaga sessualmente.

Il mio diario nel quale solevo registrare ogni giorno ciò che osservavo nelle mie cnlture, mostra che esiste un ritmo al quale sottostà *Actinophrys sol.* Si governa una cultura, gli animali si moltiplicano; si governa ancora, ma abbondantemente, gli animali cadono in depressione e s'incistidano. Io non avevo bisogno di cambiamenti dell'ambiente. Di essi mi servivo soltanto quando volevo accellerare il processo, specialmente del caldo, da 27° a 30°. Devo riportare anche dal mio giornale nn fatto molto interessante, che serve indirettamente a dimostrare che effettivamente l'incistidamento è niente altro che una depressione. Alcune culture, che mostravano tutti i segni caratteristici del principio dell'incistidamento, li portai al caldo, ove gli animali divennero straordinariamente piccoli. Cambiai l'esperimento nel senso da dividere una stessa cnltura: la metà era portata al caldo, l'altra veniva lasciata nella stanza. — Qualche volta mi è riuscito che, mentre questa s'incistidava, l'altra sorpassava il periodo di depressione e s'incistidava dopo qnalche giorno; però il maggior numero delle volte tanto la cnltnra della stanza, quanto quella del caldo s'incistidavano egualmente. Questo esperimento è senza dnbbio le migliore prova che effettivamente l'incistidamento altro non è che un fenomeno di depressione.

Dalla cisti primaria per cariocinesi hanno origine dne cisti secondarie, le quali s'inviluppano in una membrana secondaria che iò ho mostrato derivare della trasformazione delle zolle di cromatina. Dopo i processi di riduzione, grazie ai quali le cisti secondarie divengono mature, esse compiono l'autogamia — cioè si fondono i dne nuclei figli; il plasma si riduce, ha origine un'altra membrana, la terziaria, nella quale sosta il germe per qualche tempo e poi sguscia un piccolo *Actinophrys*, il plasma del quale è pieno di cromidii.

Il processo di autogamia non è altro che un processo sessuale tra due isogameti. in cui però io vedo nna differenza qnalitativa fondamentale nella cromatina sessuale. In altri termini, io credo, che anche nei primi albori della sessualità possiamo distingnere gameti con proprietà differenti che è poi l'essenza della sessualità.

Monaco di Baviera, Dicembre 1907.

Letteratura.

1907 Doflein, Fr.: Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. Amöbenstudien. Arch. f. Protistenk., Suppl. I, R. Hertwig's Festschrift.
1904 Goldschmidt, R.: Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 5.
1904 —: Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb., Anat. Abt. Bd. 21.
1907 —: Lebensgeschichte der Mastigamöben Mastigella vitrea n. sp. und Mastigina setosa n. sp. Arch. f. Protistenk., Suppl. I, R. Hertwig's Festschrift.
1907 Goldschmidt, R. und Popoff, M.: Die Caryokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzellen. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.
1898 Hertwig, R.: Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium eichhorni. Abh. d. kgl. bayr. Akad. d. Wiss. Kl. II Bd. 19 Abt. 3.
1902/03 —: Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München 1. Nov. 1902 und 19. Mai 1903.
1903 —: Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. 23 Nr. 2.
1904 —: Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium eichhorni. Festschrift f. Haeckel. Jena (G. Fischer).
1907 —: Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München.
1905 Neresheimer, E.: Über vegetative Kernveränderung bei Amoeba dofleini n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 Heft 2.
1907 Prandtl, H.: Die physiologische Degeneration bei Amoeba proteus. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 Heft 3.
1997 Popoff, M.: Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk., Suppl. I, R. Hertwig's Festschrift.
1905 Schaudinn, Fr.: Die Befruchtung der Protozoen. Verh. d. deutsch. zool. Ges.
1905 Siedlecki, M.: Über die Bedeutung des Caryosoms. Bull. de l'Acad. des Sciences de Cracovie, Classe des Sciences mathématiques et naturelles, Octobre.
1904 Zuelzer, Margarete: Beiträge zur Kenntnis von Difflugia urceolata Carter. Arch. f. Protistenk. Bd. 4.

Spiegazione delle figure.[1])

Tav. XIX.

Fig. 1. Animale incistidato patologicamente.

Fig. 2. Mostra nei procesii di digestione l'alone cromatico attorno al nucleo e la mancanza del nucleolo di cromatina.

Fig. 3, 4, 5, 6, 7, 8. Mostrano i diversi stadii della gemmazione, fino alla formazione della gemma.

Fig. 9. Cisti secondarie patologiche che non compiono l'autogamia.

Tav. XX.

Fig. 1. Mostra il principio dell' incistidamento.

Fig. 2, 3. Divisione primaria.

Fig. 4. Reintegrazione dei dne nnclei figli.

Fig. 5. Fnoriuscita nnovamente del nncleolo di cromatina, preparazione alla formazione delle cisti secondarie.

Fig. 6. Formazione delle cisti secondarie e della membrana secondaria.

Fig. 7. Formazione dei nucleoli.

Fig. 8, 8[I]. Stadii successivi della formazione del fnso di divisione, dell'ordinamento della cromatina e dell' espnlsione dei nncleoli.

Fig. 9. Formazione del fuso di divisione e della piastra equatoriale.

Fig. 10. Rappresenta le piastre figlie.

Fig. 11. Formazione del globnlo polare.

Fig. 12. Mostra la reintegrazione del nncleo che si prepara alla formazione del secondo corpnscolo polare.

Fig. 13. Mostra la preparazione alla piastra eqnatoriale.

Fig. 14. Formazione della piastra eqnatoriale.

Fig. 15. Stadio dei nuclei figli.

Fig. 16. Emigrazione verso la periferia del secondo globulo polare.

Fig. 17, 18, 19. Mostrano come il nncleo si reintegra e il globulo polare va verso la periferia.

Fig. 20, 21, 22, 23. Stadii snccessivi dell' antogamia e formazione delle Dotterplättchen.

Fig. 24. 25. Formazione della 3ª membrana.

Fig. 26, 27, 28, 29. Divisione amitotica in condizionl vegetative.

Fig. 30. Trasformazione dei cromidii in pigmento.

---

[1]) Tutte le figure fnrono disegnate colla Camera lncida di Zeiss al livello del tavolo del microscopio e col sistema 8 Comp. $^1/_{12}$ Immer. omog.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten in Hamburg. Leiter: Med.-Rat Prof. Dr. Nocht.)

Über Malariaparasiten bei Affen.

Von

Dr. **Martin Mayer**, Assistent am Institute.

(Hierzu Tafel XXI.)

Den menschlichen Malariaparasiten morphologisch ähnliche Formen sind bereits bei einer Reihe von Tieren gesehen. Für einen Teil derselben hat die genauere Untersuchung gezeigt, daß sie in ihrer weiteren Entwicklung doch sehr große Unterschiede mit der menschlichen Malaria aufweisen, so z. B. für die bei fliegenden Hunden und Fledermäusen von Dionisi, Ziemann, Kisskalt und Gonder beschriebenen Formen. In ihren jüngsten Stadien ähneln diese Parasiten sehr den jüngsten Formen der Malaria tropica, aber schon Dionisi konnte ihre Verschiedenheit von der menschlichen Malaria nachweisen; Impfversuche am Menschen blieben negativ, in *Anopheles clariger* fand keine Entwicklung statt. Jüngst hat Gonder den Entwicklungsgang eines dieser Parasiten *Achromaticus vesperuginis* (Dionisi) genauer beschrieben. Bei Rindern hat Kolle einmal 1896 Gebilde im Blut gesehen und abgebildet, die Malariaparasiten etwas ähneln, die aber offenbar nichts mit solchen zu tun haben. Dann hat neuerdings Treutlein die These aufgestellt, daß in Gegenden, wo keine Menschen wohnen, andere Säugetiere — wie Büffel, Antilopen usw. — die Zwischenträger für die Malaria- und andere Blutparasiten sind; seine dies beweisenden Befunde hat er

noch nicht publiziert. Als den menschlichen Malariaparasiten wirklich verwandt haben sich bis jetzt nur die bei Affen gefundenen Formen erwiesen.

Zuerst wnrden solche Parasiten 1898 von Koch in Ostafrika gesehen und 1899 von Kossel genauer beschrieben. Er sah in seinen Fällen — bei Meerkatzen nnd Hnndeaffen — nur Parasiten im Gametocytenzustand und alte Ringformen nnd betonte die Ähnlichkeit mit menschlichen Tertianaparasiten er sah auch Geißelung der Microgametocyten im frischen Präparate. Ziemann erwähnt 1900 einen in Kamerun bei einer Meerkatze gefnndenen der Tropica ähnlichen Parasiten, bei dem er nnr Ringformen sah, später fand er anch bei Schimpansen Parasiten, die Lühe 1906 in Mense's Handbnch anführt. Dutton, Todd und Tobey haben am Kongo ähnliche Formen beobachtet und auch eine Reihe anderer Forscher hat sie vereinzelt bei verschiedenen Affenarten Afrikas gesehen. Es scheint sich den Beschreibungen nach bei allen nm die gleiche Parasitenart *Plasmodium kochi* (Lav.) zu handeln.

Allen diesen Autoren war es also nicht gelungen, die schizogonische Entwicklnng zu verfolgen.

Im Mai dieses Jahres beschrieben Halberstaedter und Prowazek Malariaparasiten der Affen, die sie auf Java genauer studieren konnten (*Plasmodium inui* und *Plasmodium pitheci*) und Verf. konnte in einer kurzen Mitteilung — die bereits im Druck war, als die Arbeit obiger Antoren erschien — gleichfalls über einen neuen Affenparasiten (*Plasmodium cynomolgi*) berichten. Halberstaedter nnd Prowazek sowie Verf. war es gelungen, die ganze schizogonische Entwicklung ihrer Parasiten zu verfolgen. Die eine Art der Parasiten Halberstaedter's und Prowazek's wurde beim Orang, die andere bei *Macacus nemestrinus* und *cynomolgus* gefunden. Bei letzterem fand auch Verf. seinen Parasiten, den er in dieser Arbeit etwas ansführlicher beschreiben möchte, obwohl es nicht unwahrscheinlich ist, daß trotz gewisser Unterschiede sein Parasit und das *Plasmodium inui* Halberstaedter's und Prowazek's identisch sind.

Das *Plasmodium pitheci* (Halb. und Prow.) hat folgende Charakteristika: Die jüngsten Stadien stellen Ringe dar, die den Tropicaringen ähneln, die Geschlechtsformen sind in bezug anf Pigmentierung nnd äußere Gestalt den Quartanaparasiten ähnlich; die Schizogonie findet anscheinend nach dem Typus der Tertianaparasiten statt. Die befallenen Blutkörperchen zeigen eine Tüpfelung, ähnlich der von Schüffner für Tertiana beschriebenen.

Das *Plasmodium inui* (HALB. und PROW.) ist in morphologischer Hinsicht dem *Pl. pitheci* ähnlich, der Hauptunterschied besteht in einer geringeren Färbbarkeit des Protoplasmas und im Auftreten eines sehr reichlichen, zarten Pigments; besonders bei den männlichen Geschlechtsformen ist dies der Fall. Eine Tüpfelung des Erythrocyten wurde nie festgestellt.

Eine Übertragung der Malaria des Orang-Utans auf Gibbons und niedere Affen gelang ebensowenig wie eine solche der Malaria der niederen Affen auf den Orang; sonst war die Infektion durch Subkutanimpfung leicht überimpfbar. Krankheitserscheinungen wurden nicht beobachtet.

Den von mir beobachteten Parasiten fand ich zufällig bei vier Exemplaren von *Macacus cynomolgus* in Hamburg; die Tiere waren erst wenige Wochen vorher von Java angekommen. Sie waren, abgesehen von einem Nasenkatarrh alle anscheinend gesund.

Die Beobachtungen an den Parasiten wurden an ungefärbten und nach der neuen GIEMSA-Methode (fertige, konzentrierte Lösung) hergestellten Präparaten gemacht.

Die jüngsten beobachteten Formen gleichen sehr jenen der menschlichen Tropica: kleine Ringe mit rundlichem Chromatinkorn und schmaler Protoplasmasichel. Genau wie bei der menschlichen Tropica kommen aber, besonders bei mehrfach infizierten Blutkörperchen langgestreckte Parasiten mit stabförmiger Anordnung des Protoplasmas vor und zwar vielfach randständig sitzend. Beim Heranwachsen wird die Protoplasmasichel zunächst breiter und es entstehen dann bald Formen von mannigfacher Gestalt an diejenigen der menschlichen Tertiana erinnernd; nie aber kommen so sehr verzerrte Formen vor, wie sie bei letzterer so häufig sind (Fig. 1—9).

Der Gang der Schizogonie geht dann bei einem Teil der Parasiten so vor sich, daß unter allmählicher Kernteilung bei dem heranwachsenden Parasiten Teilungsformen entstehen, die bald jenen der Quartana (Fig. 11), bald der Tertiana (Fig. 12 und 13) ähneln. Der Pigmentgehalt der zur ungeschlechtlichen Vermehrung kommenden Formen ist stets ein sehr geringer; das Pigment erscheint im frischen Präparate in Form kleinster hellgelber Körnchen, im gefärbten in bräunlichem Tone. Außer dieser Form der Schizogonie kommt aber noch, und zwar recht häufig eine frühzeitige Zweiteilung noch junger Parasiten vor, die sich in all ihren Übergängen beobachten ließ. Bei der beobachteten Zweiteilung streckt sich der Kern in die Länge, wird oval; zuletzt sind

die 2 dunkelgefärbten Pole noch durch eine hellere Chromatinbrücke verbunden, bis dann die völlige Teilung stattfindet (Fig. 4, 6, 7).

Besonders interessant sind gewisse Formen der Zweikernigkeit, wie sie znm Teil auch Halberstaedter und Prowazek bei *Plasmodium pitheci* beobachtet haben und auf ihre Bedentnng im Sinne der Zweikernigkeit der Protozoen nach Schaudinn hingewiesen haben. Bei einer sehr großen Zahl der jüngsten Formen findet man außer dem großen Chromatinkorn noch ein winzig kleines, meist etwas heller rot gefärbtes Körnchen, das bald in dessen nächster Nähe an einem der Enden der Ringsichel, bald ihm gegenüber am Rande der Vacuole liegt (Fig. 1—6). Es ist vielleicht in allen Fällen vorhanden und nur durch seine Kleinheit und geringe Färbnng oft nicht sichtbar. In älteren Stadien findet man es dann nicht mehr; was aus ihm geworden, ist noch nnklar. In den Teilungsformen aber findet man dann wieder neben den großen Kernen solche kleinen Körnchen (Fig. 11, 12, 13), die Halberstaedter und Prowazek als durch eine Art von Kernknospung entstanden, auffassen. Auch ich glaube, daß sie auf diese Weise schon in die Merozoiten gelangen.

Geschlechtsformen fanden sich in wechselnder Zahl im peripheren Blute und zwar überwiegen die Macrogameten. Bei den Macrogameten des Plasmodium Koch's ist charakteristisch eine fast konstante Differenziernng des Kernes in einem dunkelrot gefärbten Innenkörper (Caryosom) und eine helle1 gefärbte Zone. Ich hatte in meiner vorläufigen Mitteilung erwähnt, daß ich dies bei *Plasmodium cynomolgi* nicht gefunden habe; inzwischen habe ich aber an einem größeren Material feststellen können, daß auch bei meinem Parasiten diese Kerndifferenzierung, besonders bei den Macrogameten, nicht selten ist (Fig. 17). Die Macrogameten ähneln im übrigen denen der menschlichen Tertiana (Fig. 14, 16, 17). Eine Vacuole, wie sie Halberstaedter und Prowazek sahen, war auch mehrmals vorhanden. Das Protoplasma färbt sich tiefblau, gelbliches Pigment ist, nicht sehr zahlreich, vorhanden. Ich sah auch solche im Stadium des Heranwachsens, die, wie Halberstaedter und Prowazek es sahen, vom Blutkörperchen abgestreift waren, also wohl auf dem Blutkörper gelagert waren; andererseits lag ein Teil sicher im Blutkörperchen, was die ausgesprochene Schüffnertüpfelung der befallenen Erythrocyten mehrfach bewies, die zum Teil über die Parasiten hinwegging. Ich glaube demnach, daß es auch für die weiblichen Geschlechtsformen keine bestimmte Lagerung in oder auf den Blutkörpern gibt; für die Befrnchtung der reifen Parasiten wäre das insofern gleichgültig, als auch die innerhalb der Blutkörper

gelagerten Formen schließlich durch völlige Zerstörung des Blutkörpers frei und so ungehinderter Befruchtung zugänglich werden (vgl. hierfür auch Fig. 21).

An den Macrogameten wurden des öfteren Regulierungsvorgänge in Form von Abstoßung von Kernteilen — ähnlich wie von HALBERSTAEDTER und PROWAZEK — gesehen (Fig. 16).

Die Microgametocyten zeichnen sich durch einen länglichen, viel Chromatin enthaltenden Kern aus, der bald in der Mitte, bald am Rande der Parasiten gelagert ist; ein Caryosom ist meist nicht deutlich zu erkennen. Das Protoplasma der Microgametocyten färbt sich ziemlich hell, es ist locker angeordnet. Geißelung der Microgametocyten im frischen überlebenden Präparat konnte mehrmals beobachtet werden.

Einzelne Microgametocyten zeigten eine rötliche Kapsel, ähnlich wie sie bei den Geschlechtsformen des Perniciosaparasiten in Form einer roten Hülle um den Halbmond so häufig ist; auch hier dürfte es sich wie bei Tropica zweifellos um Reste der roten Blutkörperchen handeln, in die der Parasit eingelagert war.

Was die Zeit des Auftretens der Geschlechtsformen im peripheren Blut betrifft, so ist bemerkenswert, daß bei den subkutan infizierten Tieren, sehr oft bereits am zweiten Tage nach dem Auftreten der Parasiten überhaupt erwachsene Geschlechtsformen gesehen wurden, später schwankte ihre Zahl während des Verlaufes.

Das Verhalten der befallenen roten Blutkörperchen betreffend, so zeigen diese meist schon frühzeitig eine Tüpfelung, die der zuerst von SCHÜFFNER für Tertiana beschriebenen gleicht und analog sein dürfte. Diese Tüpfelung trat bei allen infizierten Tieren (natürlich künstlich) auf; verschieden war nur der Grad der Häufigkeit und Intensität. Bei einzelnen Tieren war selbst bei recht schwacher GIEMSA-Färbung die Tüpfelung bei den meisten befallenen Blutkörperchen sehr intensiv, bei anderen war sie auch bei stärkerer Färbung stets geringer ausgeprägt. Dies spricht dafür, daß diese Tüpfelung nicht nur von der Parasitenart allein abhängt, sondern daß auch individuelle Eigenschaften des befallenen Tieres mitspielen.

Die auffallende Tatsache, daß HALBERSTAEDTER und PROWAZEK wohl bei *Plasmodium pitheci*, niemals aber bei *Plasmodium inui* diese Tüpfelung sahen, veranlaßt mich bis auf weiteres an eine Verschiedenheit ihres und meines Macacen-Parasiten zu glauben; dafür sprechen nun auch die Pigmentverhältnisse; wenigstens sah ich meist nur spärliches Pigment, nie so reichliches wie es HALBERSTAEDTER und PROWAZEK angeben.

Außer der oben beschriebenen Tüpfelnng der Erythrocyten wurden noch andere Veränderungen an ihnen gesehen, wie sie meines Wissens früher noch nicht beschrieben sind. Ausgehend von der Tüpfelung sieht man, wie nnter allmählicher Abblassnng der Blutkörper sich die Hauptfarbmasse am Rande zusammenzieht, während im vom Parasiten eingenommenen Teil des Blntkörperchens nnr zarte Reste einer Struktur zu sehen sind (Fig. 20). Zuletzt resultieren ganz enorm große Formen bis ums 10- und mehrfache der Größe eines normalen Blntkörperchens. Umgrenzt sind die Gebilde durch eine scharf konturierte, sich violettrot färbende Membran; im Innern sind außer dem Parasiten rötliche Reste einer Blutkörperchenstruktur zu sehen. Anch im frischen Präparat wurden die Gebilde als große blasenförmige Körper gesehen, in deren Innern der Parasit liegt. Die Formen verschieben sich sehr leicht über oder unter andere Blutkörperchen. Besonders anf der Höhe der Infektion sind diese Gebilde durchaus nicht selten, und es handelt sich wohl um eine Schädigung, verursacht dnrch den eingelagerten Parasiten. Häufig geht dabei der Parasit mit zugrunde (Fig. 20 n. 23), er kann aber anch zur völligen Entwicklung kommen und wird dann wohl dnrch Platzen des Gebildes frei (Fig. 21 n. 22). Es resultieren dann Gebilde, wie in Fig. 19 eines abgebildet wurde, die an die „Trypanosomenschatten" erinnern, die früher von Sergent schon bei Malaria beschrieben wurden. Die Formen müssen ihrer Größe wegen eine enorme Elastizität besitzen, sonst könnte man sich nicht erklären, wie sie unzerstört durch die Kapillaren wandern. Man könnte an eine Art Hydrops der Erythrocyten denken; durch die Elastizität der Membran entstanden dann beim Passieren enger Gefäße wurstförmige Gebilde.

Ablösung nnd intensive Färbung der Randreifen wurde auch recht häufig beobachtet (Fig. 18); früher wurde von französischen Autoren bei Malaria schon hierauf hingewiesen; neuerdings hat Nissle bei Anämien überhanpt wieder das Augenmerk darauf gelenkt und bringt sie in Beziehung znr basophilen Körnung, die er aus diesen Reifen entstehen läßt. Im Verlanf der Infektion trat neben Metachromatie auch Basophilie der Erythrocyten anf; anch kernhaltige rote Blutkörperchen finden sich; ein solches mit Parasiten dürfte wohl eine Seltenheit sein (Fig. 5).

Die Klinik betreffend wurde bereits erwähnt, daß die spontan infizierten Tiere anscheinend gesund waren, sie starben später an einer infektiösen Enteritis.

Es gelingt leicht durch subkutane Impfung den Parasiten

zu übertragen und zwar wnrden *Macacus cynomolgus* und *rhesus*, sowie Cercopitheken stets mit positivem Erfolg geimpft. Die Inkubation betrug stets 9—11 Tage (in ca. 12 Fällen), die Parasiten vermehrten sich dann sehr rasch; während in den ersten Tagen eine Periodizität der Schizogonie nicht ausgesprochen war, bildete sich später doch ein Tertianatypus aus; regelmäßiges Fieber trat dabei nicht anf. Die Dauer der akuten Infektion schwankte sehr, bei einzelnen Tieren fanden sich schon nach 8 Tagen nur ganz spärliche Ringformen, die dann noch wochen- bis monatelang blieben, bei anderen danerte der akute Verlauf länger — 2—3 Wochen — und es bildete sich dabei oft eine starke Anämie — besonders bei *Macacus rhesus* — aus. Die Infektiosität des Blutes blieb gleichmäßig erhalten auch bei Anwesenheit von nnr ganz spärlichen Ringen.

Einzelne Tiere bekamen spontan wieder von Zeit zu Zeit Recidive mit Auftreten zahlreicher Parasiten.

Der Sektionsbefund bot außer reichlichem Pigmentgehalt von Milz und Leber nichts Besonderes, bei den an Sekundärinfektionen im aknten Stadium gestorbenen Tieren fanden sich keine Parasitenanhäufnngen in Gehirn und Knochenmark.

Übertragungsversuche mit Stechmücken wurden auch begonnen, werden aber von anderer Seite noch fortgesetzt. Nach den bisherigen Versuchen scheinen *Stegomyia calopus* und *Culex pipiens* nicht, wohl aber *Anopheles* als Überträger in Betracht zu kommen, wenigstens wurde 3mal beginnende Cystenentwicklnng bei *Anopheles maculipennis* gesehen.

Die Tertianaähnlichkeit der Parasiten ließ daran denken, daß es sich vielleicht um menschliche Malaria handle, obwohl ja noch nie eine Übertragung dieser anf Tiere gelungen war. Dazn kommt, daß gerade die javanische Tertiana — von der wir in Hamburg nicht selten Fälle sehen — in ihren jüngsten Stadien anch die kleinen Ringformen aufweist, erst spät eine Vergrößernng der Blutkörper macht, also einige Ähnlichkeit mit meinem Parasiten zeigt. In zwei Fällen jedoch habe ich ohne Erfolg javanische Tertiana auf *Macacus cynomolgus* überimpft; anch HALBERSTAEDTER und PROWAZEK hatten negative Resultate erhalten. Der Gegenversuch der Übertragbarkeit der Affenmalaria auf Menschen kann vielleicht später mit Mücken angestellt werden.

Der im obigen beschriebene Parasit hat folgende Charakteristika: Jüngste Formen ähnlich dem Perniciosaparasiten und dem *Plasmodium pitheci* nnd *inui* (HALBERSTAEDTER und PROWAZEK); Geschlechtsformen

gleichfalls den beiden letzteren ähnlich. Pigment goldgelb, nicht sehr reichlich. Fast regelmäßige Tüpfelung der befallenen Blutkörperchen. Wegen der oben näher angegebenen Unterschiede gegen *Plasmodium inui* möchte ich bis auf weiteres die Selbständigkeit der Art annehmen, der ich den Namen *Plasmodium cynomolgi* gegeben hatte.

Literaturverzeichnis.

Dionisi: Ein Parasit der roten Blutkörperchen in einer Fledermausart. Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre XVI 531.

—: Über endoglobuläre Parasiten bei den Fledermäusen. Idem.

—: Die Malaria einiger Fledermäuse. Idem.

Dutton, Todd and Tobey: Certain parasiting Protozoa observed in Africa. Liverpool school Mem. 21 1906.

Gonder: Achromaticus vesperuginis (Dionisi). Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. 24 1907.

Halberstaedter u. Prowazek: Untersuchungen über die Malariaparasiten der Affen. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. 26 1907.

Kisskalt: Blutparasiten bei Fledermäusen. Centralbl. f. Bakt. I. Orig. Bd. XL 1906.

Kossel: Über einen malariaähnlichen Parasiten beim Affen. Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. 32 1899.

Lühe: Die im Blut schmarotzenden Protozoen. in: Mense's Handb. d. Tropenkrankh. 1907 III.

Mayer, Martin: Über Malaria beim Affen. Med. Klin. Nr. 20 1907.

Nissle: Über Centrosomen und Dehear'sche Reifen in kernlosen Erythrocyten. Arch. f. Hyg. 1907.

Ziemann: Über die Beziehungen der Moskitos zu den Malariaparasiten in Kamerun. Deutsch. med. Wochenschr. 1900.

Tafelerklärung.

Die Figuren sind mit dem Abbé'schen Zeichenapparat in Objekttischhöhe entworfen. Zeiss' Apochr. 2 mm; Fig. 1—19 Comp. Oc. 12; Fig. 20—23 Comp. Oc. 8.

Fig. 1, 2, 3, 5. Junge Parasiten (bei den meisten Nebenkerne).
Fig. 4, 6, 7. Jüngere Parasiten mit Zweiteilnng des Kernes.
Fig. 8—10. Ältere Formen mit starker Schüffnertüpfelung der Blutkörper.
Fig. 11—13. Teilungsformen.
Fig. 14. Weiblicher Gamet.
Fig. 15. Microgametocyt mit Kapsel.
Fig. 16. Weiblicher Gamet mit Kernabschnürung.
Fig. 17. Weiblicher Gamet mit deutlichem Caryosom.
Fig. 18 a u. b. Randreifen.
Fig. 19. Zerfallsform von rotem Blutkörper.
Fig. 20—23. „Geblähte" Formen roter Blutkörper mit Parasiten.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten zu Hamburg.
Direktor: Medizinalrat Prof. Dr. Nocht.)

Untersuchungen über Affenmalaria.

Von

P. C. Flu,

Militärarzt der Niederl.-Westindischen Armee.

(Hierzu Tafel XXII.)

In Nr. 20 1907 der „Medizinischen Klinik" berichtete Herr Dr. Martin Mayer über den Befund von Malariaplasmodium ähnliche Parasiten im Blute von Affen, die aus Java herstammten.

Über den genauen Verlauf der Infektion, das spezielle Verhalten der roten Blutkörperchen und sonstige morphologische Data wird Herr Mayer selbst berichten. In dankenswerter Weise hat er, da er infolge einer Reise nach Afrika an der Vollendung seiner Untersuchungen verhindert war, mir einen Teil des Materials zur Bearbeitung überlassen.

Die Entwicklung geht, wie bereits von Mayer erwähnt wurde, so vor sich, daß aus den Merozoiten Ringe entstehen, die am meisten denjenigen der Tropica gleichen. Später entwickeln sich hieraus verzierte Formen, die sich den Amöboidstadien der Tertiana nähern.

Nach vollendetem Wachstum teilt sich das Chromatin in 8—13 (ich konnte bis zu 18 zählen) Kerne, die sich mit Protoplasma umgeben und so die Merozoiten entstehen lassen. Auch die Teilungsformen ähneln denjenigen der Tertiana, was auch mit den Gameten der Fall ist, die aber auch öfters von den Tertiangameten abweichen,

Digitized by Google

indem sie sehr lange Zeit eine Vacnole behalten. Die von jungen Parasiten befallenen Blntkörperchen sind meistens, falls keine mehrfache Infektion vorliegt, nicht verändert; in denjenigen Blutkörperchen, die ältere Stadien nnd Gameten besitzen, tritt oft Schüffner-Tüpfelung anf nnd ist auch die Färbung dnnkler als gewöhnlich, oft tritt dann um die Teilungsformen nnd Gameten eine rote Kapsel auf.

Bei den erwachsenen Schizonten findet die erste Kernteilung, wie bei der Tertiana von Schaudinn beschrieben wird, derart statt, daß 2 Tochterplatten entstehen, die anseinander rücken (Fig. 10 u. 11). Die weiteren Teilnngen kommen durch einfache Dnrchschnürung der Chromatinmassen zustande. In Fig. 12 sieht man, wie das Chromatin von einem der Schizontenkerne sich plötzlich wieder in 2 Tochterplatten scheidet. Ich konnte derartige Teilungen öfters beobachten.

Schon in seiner oben citierten Arbeit machte Mayer anf das Vorkommen von 2 nnd 3 Kernen in den jungen Parasiten anfmerksam.

Formen mit 3 Kernen sah ich selten, und wo ich sie antraf, war meistens nach genaner Beobachtung nachznweisen, daß Doppelinfektion vorlag.

Bei den Parasiten mit zwei Kernen ist es meistens auch mittels der genanesten Betrachtung unmöglich, etwaige Differenzen in Form oder sonstige Eigenschaften derselben zn erkennen. Derartige zweikernige Ringformen deuten auf eine frühzeitige Vermehrung der Parasiten vor der eigentlichen Schizogonie hin nnd man kann sie als Stadien einer Pädogenese anffassen. Hierneben gibt es aber Formen, wo ein deutlicher Unterschied ohne weiteres auffällt, indem einer der Kerne den anderen 2—3mal an Größe übertrifft. Es ist mir nach Durchsnchung einer Anzahl von Präparaten gelungen, diese Zweikernigkeit von den allerjüngsten Parasiten an bis zum vollerwachsenen Schizonten hinanf zu verfolgen (Fig. 1, 2, 4 u. 5). In Fig. 3 sieht man das Vorkommen der zwei Kerne abgebildet, wie man es am hänfigsten zu sehen bekommt. Die beiden Kerne sind einander vollkommen gleich.

Fig. 6 zeigt uns die Entstehung der zweiten Kerne durch nngleichpolige Teilung der erst vorhandenen. In Fig. 8 sind zwei Merozoiten abgebildet, die frei waren nnd schon dentlich die Zweikernigkeit aufweisen. Eine Entstehnng derselben durch sogenannte verfrühte Teilung möchte meiner bescheidenen Ansicht nach wohl sehr nnwahrscheinlich sein.

Fig. 7 zeigt ein Bild, wo man ebenfalls zwei Kerne sehen kann, wo aber von einem dieser Kerne ein geißelartiger Chromatinfaden

abgeht. Dr. v. Prowazek, dem ich diese Form zeigte, hält eine artifizielle Entstehung für höchst unwahrscheinlich. Leider wurden ähnliche Formen nicht wieder beobachtet, so daß eine Erklärung des Befundes jetzt unmöglich ist. In dem einzigen Ookinet, den ich im Mückenmagenausstrich finden konnte nnd der in Fig. 15 photographisch wiedergegeben ist, bestanden eigenartige Kernverhältnisse. Man nahm hier wahr, wie von dem großen Kern ein Chromatinfaden nach einem zweiten Kern geht.

Es würde interessant sein, in Zukunft auf das Vorkommen derartiger Formen (auch bei menschlichen Parasiten) zu achten.[1])

Die Ansicht Schaudinn's, „daß die Gattung *Plasmodium* in ihrer Stammesgeschichte von Formen ausgegangeu ist, die den von ihm geschilderten Trypanosomen des Steinkauzes nahe steheu", könnte vielleicht auch in dieser Richtung eine Bestätignng erlangen.

Auch in den Gameten, die ich stets einkernig fand, meine ich Reste dieser Zweikernigkeit erblicken zn müssen, in dem Vorhandensein von einem sich auffallend dunkel färbenden Caryosom. Oft beobachtet man Formen mit ring- oder hufeisenförmigem Chromatin. Diese eigenartigen Chromatinformen sind so entstanden, daß bei der gewöhnlichen Ansstrichmethode die Caryosomen ausgefallen sind.

Das Pigment ist auch hier doppelbrechend.

Bei snbcutaner Infektion mit Blut von Malaria-Affen dauert die Inkubationszeit je nach der Menge geimpften Blutes, der Zahl der hierin vorhandenen Parasiten und der Resisteuz des Tieres 9—13 Tage. Zur Erzielung einer Infektion genügen 10—15 Tropfeu Blut, das einem malariakranken Affen während des Vorhandenseins der Teilungsstadien nnd Ringe im Blute entuommen wurde. Können keine ungeschlechtlichen Stadien im Impfblut nachgewiesen werden oder befinden sich in demselben nur Gameten, dann tritt keine Infektion bei den geimpften Affen auf.

Es gelang, alle geimpften Affen zu infizieren, nnd zwar sowohl frische, als anch Affen, die die Infektion schon einmal überstanden hatten, aber bei der erneuten Infektion parasitenfrei waren.

Unterschiede in der Dauer der Inkubationszeit waren bei den beiden Grnppen nicht zu konstatieren. Der Verlauf der Infektion ist aber bei den beiden Kategorien von Affen ein recht verschiedener. Bei den frischen Affen vermehren sich die Parasiten bald nach dem

[1]) Hartmann, Das System der Protozoen usw. Dieses Archiv Bd. X p. 139 hat inzwischen auch bei *Proteosoma*, bei Schizogonie und Geschlechtsformen einen zweiten Kern nachgewiesen und deren Bedeutung für die Schaudinn'sche Auffassung verwertet.

Erscheinen der ersten Ringe im peripheren Blute sehr schnell, so daß $^1/_3$ oder $^1/_5$ aller Blutkörperchen befallen ist. Oft beobachtet man Doppelinfektionen, ja selbst vierfache Infektionen der Blutkörperchen konnte ich bisweilen sehen.

Das Blutbild zeigt die Zeichen der Anämie, es treten Polychromatophile an basophilogranulierte Erythrocyten auf, später erscheinen einige Normoblasten. An dem Tier äußert sich die Anämie durch das Blaßwerden der sichtbaren Schleimhäute. Die Gameten treten hier am 3.—5. Tage auf. Die Infektion dauert verschieden lang (2—3 Wochen).

Werden solche Affen sich selbst überlassen, dann verschwinden die Parasiten aus dem Blute. Nach einer kürzeren oder längeren Zeit treten aber plötzlich wieder Gameten auf, die nach kurzem Aufenthalte wieder verschwinden, um dasselbe Spiel nach einiger Zeit von neuem anzufangen.

Scheinbar können diese Gameten, genau so wie bei Tertiana von Schaudinn beobachtet, durch Rückbildung ungeschlechtliche Formen aus sich hervorgehen lassen. Fig. 16 zeigt uns eine solche sogenannte Parthenogenesis photographisch, während Fig. 14 dasselbe gefärbt darstellt. Auch Fig. 13, die eine Form darstellt, die schon vorher durch Mayer beobachtet wurde, muß ähnlich gedeutet werden.

Ganz anders ist der Infektionsverlauf bei zum zweiten Male infizierten Tieren. Die Parasiten treten hier nach dem Anfhören der Inkubationszeit spärlich auf. Auch ihr Vorkommen während des ganzen Verlaufs der Infektion, die in diesem Falle nie länger als 10 Tage dauert, ist ein spärliches.

Oft bemerkt man schon am zweiten Infektionstag die Gameten.

Eine gewisse Immunität in bezug auf die Dauer und die Schwere des Anfalls scheint doch aufzutreten. Besonders deutlich trat dies bei Affen VII hervor. Bei diesem Affen dauerte die zweite Infektion 8 Tage, die dritte aber nur 4 Tage. Auch wies das Blutserum dieses Affen hinsichtlich seiner lytischen Eigenschaften während des zweiten und dritten Anfalles erhebliche Unterschiede (s. später) auf.

Versuche, die ich anstellte, um Mücken (*Anopheles maculipennis*) zu infizieren, fielen sämtlich negativ aus. Herrn Dr. Mayer, der vorher ähnliche Versuche angefangen hatte, war es nur in einem Falle möglich, eine kleine Zahl sehr kleiner Cysten am Magen einer seiner Mücken zu sehen.

Vorher hatte ich die Geißelung der Microgametocyten im Deckglaspräparat gesehen. Der Vorgang hierbei unterscheidet sich in

nichts von der Geißelung der Proteosomen des Vogels, so daß auf die Beschreibnng verzichtet werden kann.

Einmal gelang es mir, in einem Mückenmagenansstrich, den ich 2 Stunden nach dem Saugakt anfertigte, den schon oben erwähnten Ookinet zn sehen.

Zn weiteren Resultaten führten meine Experimente nicht. Vielleicht werden Versuche mit anderen Mücken und in einer günstigeren Jahreszeit angestellt zum Ziele führen.

Weiter wurde das Serum der Malariaparasiten tragenden Affen anf Hämolysinen untersucht. Ich ging hierbei so vor, daß ich nach dem Beispiel von Landsteiner und Donath das Blntsernm der Affen in Verdünnnngen von $^1/_{20}$, $^1/_{50}$, $^1/_{80}$, $^1/_{100}$ in Röhrchen mit gleichen Mengen einer 5proz. Aufschwemmnng in Kochsalzlösung von gewaschenen Blutkörperchen eines Normalaffen in Verbindung brachte.

Die Röhrchen kamen dann 2 Stunden in den Brutschrank und weitere 20 Stunden in den Eisschrank. Experimentiert wurde mit 6 Affen. Das Verhalten ihrer Sera zu Blutkörperchen vom Normalaffen war am Anfang der Versuchsanordnnng wie folgt:

Serum	Affe	IX	(abgelauf. Infekt.)	+	bld.	Affe	norm.	= —
„	„	IV	(Inknbationsstad.)	+	„	„	„	= —
„	„	X	(„)	+	„	„	„	= —
„	„	VI	(abgelauf. Infekt.)	+	„	„	„	= —
„	„	VII	(viele Parasiten)	+	„	„	„	= +.

— bedentet, daß die Reaktion negativ verlief, während + den positiven Ausfall der Reaktion bedeutet.

Die Hämolyse trat nie stark auf und war nnr in den schwächeren Verdünnnngen deutlich. Die weitere Untersuchung des Serums ergab, daß Affe IV, bei welchem die Reinfektion sehr milde verlief, keine hämolytischen Wirknngen entfaltete.

Affe X bekam einige Tage nach dem Serumversuch massenhaft Parasiten im Blnt, nnd das Serum war in den schwächeren Verdünnungen lytisch, welche Eigenschaft später mit dem Verschwinden der Parasiten ans dem Blnte verschwand.

Affe VI gab niemals Hämolyse.

Von Affe VII zeigte das Serum nach Ablanf der Infektion keinerlei Wirknng, anch nicht in Verdünnungen von 1 anf 3. Bei einer dritten Infektion, die, wie schon oben erwähnt, nur 4 Tage dauerte, trat auch in ganz schwacher Verdünnung keinerlei Wirkung auf.

Affe XI, der sechste Affe, der später untersucht wurde, zeigte niemals Lysis, wiewohl bei ihm als frisch infiziertem Affen massen-

hafte Parasiten auftraten. Allerdings dauerte bei ihm die Infektion sehr kurz (4 Tage). Die Zeichen der Anämie waren aber auch bei ihnen sehr deutlich ausgesprochen.

Es wäre verfrüht, aus diesen einzelnen Beobachtungen Schlüsse zu ziehen, ich habe aber gemeint, daß sie interessant genug waren, um publiziert zu werden. Es scheint, als ob das Auftreten von hämolytischen Stoffen im Serum nicht allein abhängt von der Art der eingebrachten Parasiten und dem Verlauf der Infektion, sondern vornehmlich auch von der Konstitution des Tieres.

So war z. B. die Anämie beim Affen XI viel stärker ausgesprochen als beim Affen VII. Trotzdem zeigte Affe XI keine Hämolyse, Affe VII aber wohl.

In allen Fällen, wo Lysis auftrat, war auch eine deutliche Agglomeration der noch ungelösten Blutzellen zu konstatieren.

Zweimal wurde das Serum auf Präcipitinen untersucht, und zwar wurde das eine Mal das Serum von Affe IV und Affe X, das andere Mal das Serum von Affe IV mit dem von Affe XI zusammengebracht. In beiden Fällen (X und XI) war das Serum auf der Höhe der Infektion entnommen, während das Serum von Affe IV nach Ablauf der schwach verlaufenen Infektion entnommen worden war.

Nur in Kombination Serum Affe IV + Serum Affe X trat eine ganz leichte Trübung an der Grenze der beiden Sera ein.

Bei einem Affen, der eingegangen war, nachdem ihm taurocholsaures Natrium eingespritzt worden war,[1]) ergab die Obduktion folgendes:

Das Tier war stark abgemagert und zeigte eine starke Anämie.

Das subcutane Fett war fast vollständig verschwunden und die Muskeln sahen blaß aus.

Bei der Thoraxöffnung zeigte sich die Lunge als stark tuberkulös verändert, die peritonealen Lymphdrüsen waren mächtig angeschwollen und teilweise verkäst. Das Herz zeigte nichts Abnormes.

Die Leber war dunkel gefärbt, fühlte sich fest an, die Acini-Zeichnung war ziemlich gut erhalten. Die Leber schien etwas fettig degeneriert und war anämisch. Im Ausstrichpräparat fand

---

[1]) Diese Einspritzungen wurden auf den Wunsch von Dr. Giemsa vorgenommen, der beobachtet hatte, daß im Harn von Schwarzwasserfieberkranken mit Icterus die Gallensäuresalze fehlten, während dies bei Malariafällen, die Ictérus zeigten, sonst nicht der Fall war. Da Affe X eine starke Anämie zeigte und sein Serum lytisch wirkte, wurden ihm die Injektionen verordnet. Die eingespritzten Salze traten nach jeder Verabreichung wieder im Harn auf. Hämaturie oder Hämaglobinurie war nie zu konstatieren.

man massenhaftes Pigment teils frei, teils in weißen Blutzellen eingeschlossen, von Malariaparasiten keine Spur.

Die Milz war dnnkel, fest von Konsistenz, Pulpa war nicht abzukratzen. Ansstrichpräparat wie bei der Leber.

Die Nieren zeigten keine Veränderungen. Etwas Pigment im Ausstrichpräparat, keine Parasiten.

In den Gehirncapillaren (Pia mater) fand man kein Pigment und auch keine Parasiten.

Das Knochenmark ist, wiewohl der Affe nicht jung war, rotbraun gefärbt. Im Ausstrichpräparat massenhaftes Pigment, aber auch hier keine Parasiten.

Fassen wir den Sektionsbefund zusammen, dann sehen wir, daß in fast allen Organen massenhaftes Pigment vorhanden war, daß aber alle Parasiten, selbst die widerstandsfähigen Gameten verschwnnden waren. In einem Falle von Dr. Mayer, der ebenfalls zur Sektion kam, der aber spontan (an was, ist mir nicht bekannt) starb, fand man im Organausstriche neben Pigment Gameten.

Dieser Sektionsbefund war auch zu erwarten, denn schon während des Lebens nahmen die Parasiten nach jeder Injektion stark ab nnd verschwanden schon nach der zweiten Injektion vollkommen.

Nach jeder Injektion zeigte das Tier starke Schwächeerscheinungen und wurde schließlich so krank, daß ich mich entschloß, es zu töten.

Es wurde eine Lösung von $^2/_{40}$ taurocholsanren Salzes in Dosen von 4 nnd 2 ccm eingespritzt. Um zn sehen, ob im Serum von malariakranken Affen vielleicht Stoffe vorkamen, die die Entwicklung der Parasiten hemmten, wnrden 2 Affen mit Blut eines stark infizierten Affen eingespritzt. Das eine Tier bekam von diesem Blute nur die zweimal mit physiologischer Kochsalzlösung gewaschenen Erythrocyten, das zweite Erythrocyten + Serum.

Bei dem ersten Tiere dauerte die Inkubationszeit 10, bei dem zweiten 11 Tage, so daß ein Unterschied in diesen beiden Fällen hinsichtlich der Inkubationszeit nicht eintrat. Auch der Verlauf der Erkrankung war ohne erhebliche Unterschiede.

Herrn Dr. v. Prowazek möchte ich an dieser Stelle für seine Ratschläge bei der Arbeit besten Dank sagen.

Literaturverzeichnis.

1) Martin Mayer: Über Malaria beim Affen. Med. Klinik Nr. 20 1907.
2) H. Kossel: Über einen malariaähnlichen Blutparasiten beim Affen. Zeitschr. f. Hyg. 1899 Bd. 32.
3) Lühe: Die im Blute schmarotzenden Protozoen, in: Mense's Handb. d. Tropenkrankheiten 1906 Bd. 3.
4) Dutton, Todd und Tobey: Certain parasiting Protozoa observed in Africa. Liverpol. School. Mem. 21 1906.
5) Halberstädter und Prowazek: Untersuchungen über Malariaparasiten der Affen. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte 1907 Bd. 26 Nr. 1.
6) K. Landsteiner und K. Leiner: Über Isolysine und Isoagglutinine im menschlichen Blute. Centralbl. f. Bakt., Parasitenk. u. Infektionskrankh. (Orig.) Bd. 38 1905.

Tafelerklärung.

Fig. 1. Parasit ohne Vacuole mit ungleich großen Kernen.

Fig. 2. Ring mit gegenüberliegenden ungleich großen Kernen.

Fig. 3. Ring, wobei zwischen den beiden Kernen kein Größenunterschied zu konstatieren ist.

Fig. 4. Amöboidkerne, halberwachsener Parasit mit starkem Größenunterschied zwischen den beiden Kernen.

Fig. 5. Erwachsener Parasit mit ungleichen Kernen.

Fig. 6. Parasit, wobei der eine Kern durch ungleichpolige Teilung aus dem Hauptkern entsteht.

Fig. 7. Parasit mit zwei Kernen, von einem dieser Kerne geht ein geißelartiger Fortsatz ab.

Fig. 8. Merozoiten mit 2 Kernen.

Fig. 9. Macrogametocyt mit Caryosom.

Fig. 10. Äquatoriale Teilung vom Chromatin.

Fig. 11. Auseinanderrückende Chromatinplatten.

Fig. 12. Teilungsform, wobei einer der Chromatinkerne sich äquatorial teilt.

Fig. 13. Macrogametocyt mit zwei sich ungleich färbenden Chromatinsubstanzen.

Fig. 14. Parthenogenesis.

Fig. 16. Dasselbe photographisch wiedergegeben.

Fig. 17. Ookinet mit vom Hauptkern abgehenden Chromatinstreif, der in ein kleines Körnchen endet.

Bibliographia protozoologica.

Protozoen-Literatur

1906 III. Teil, 1907 I. Teil und 1908 I. Teil.

Zusammengestellt vom Concilium Bibliographicum.*)

Allgemeines.

Anonym (1906): Plankton. Cons. perman. intern. Explor. Mer Bull. trim. Res.-Crois. période. 1905/06 No. 3 D. p. 63—94.

Apstein, C. (1906): Plankton in Nord- u. Ostsee auf den deutschen Terminfahrten. 1. Teil. (Volumina 1903.) Wiss. Meeresuntersuch. N. F. Bd. 9 Aht. Kiel p. 1—25 14 Fig.

Awerinzew, S. (1907): Über einige Süßwasser-Protozoen der Bäreninsel. Zool. Anz. Bd. 31 p. 243—247. [1 n. var. in Trachelomonas.]

— (1907): Beiträge zur Kenntnis der Süßwasser-Protozoen. Ann. Biol. lacustre T. 2 p. 163—170.

Boubier, A. Maurice (1907): La vésicule contractile, organe hydrostatique. Ann. Biol. lacustre T. 2 p. 214—219.

Calkins, Gary N. (1906): The Protozoan Life Cycle. Biol. Bull. Vol. 11 p. 229—244.

— (1906): The Protozoan Life Cycle. (Amer. Ass. Adv. Sc.) Science N. S. Vol. 23 p. 367—370. — Proc. Amer. Ass. Adv. Sc. 55th Meet. p. 507—511. [General review.]

— (1907): The Life-Cycle of Protozoa. Rep. 76th Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. p. 596—598.

— (1907): The Protozoan Species. (Amer. Ass. Ad. Sc.) Science N. S. Vol. 25 p. 696—698.

Cantlie, James (1907): Changes in the Aspect of the Study of Tropical Diseases. (Brit. med. Ass.) Lancet Vol. 173 p. 387—388.

*) Nur diejenigen Arbeiten finden in dieser Bibliographie Aufnahme, die ans Concilium gelangen. Wir richten deshalb an alle auf dem Gebiete der Protozoenforschung arbeitenden Forscher die Bitte, unser Bestreben, die gesamte Protozoenliteratur speziell auch die einschlägigen medizinischen Arbeiten möglichst vollständig zusammenzustellen, durch Zusendung der betreffenden Arbeiten an die Adresse: Concilium Bibliographicum, Zürich, Hofstr. 49, unterstützen zu wollen.

Digitized by Google

Dobell, C. C. (1908): On the Intestinal Protozoan Parasites of Frogs and Toads. (Preliminary Communication.) Proc. Cambridge phil. Soc. Vol. 14 p. 428—433. [3 nn. spp. in: Trichomastix, Monocercomonas, Coccidium.]

Doflein, F. (1907): Fortpflanzungserscheinungen bei Amöben und verwandten Organismen. Sitz.-Ber. Ges. Morphol. Physiol. München Bd. 23 p. 10—18 3 Fig. [Keine Doppelkernigkeit der Zelle, eher doppelte Chromatinfunktion (generatives und Trophochromatin).]

Edmondson, Charles Howard (1906): The Protozoa of Iowa, a Study of Species Known to Occur in the Waters of this State. Proc. Davenport Acad. Sc. Vol. 11 p. 1—124 30 pls.

Entz, G. (1907): Über einige patagonische Protozoen. Math. termeszett. Ertesitö Bd. 20 p. 442—469. — Math.-nat. Ber. Ungarn Bd. 21 p. 84—112 2 Taf. 7 Fig. [Acinetra tripharetrata n. sp.]

Ewing, James (1907): The Morphological Diagnosis of Pathogenic Protozoa. (Amer. Ass. Adv. Sc.) Science N. S. Vol. 25 p. 698—699.

— (1907): The Morphological Diagnosis of Pathogenic Protozoa. New York med. Journ. Vol. 85 p. 1009—1013.

Goldschmidt, R. (1907): Die Tierwelt des Mikroskops. (Die Urtiere.) Leipzig (B. G. Teubner), 12°, 100 p. 39 Fig. Mk. 1,25.

Hartmann, Max (1907): Das System der Protozoen. (Zugleich vorläufige Mitteilung über Proteosoma [Labbé].) Arch. Protistenkunde Bd. 10 p. 139—158 3 Fig. [Abstammung der Hämosporidien von trypanosomenartigen Flagellaten, stufenweise Rückbildung des Lokomotionsapparates.]

Hodge, C. F., O. P. Dellinger and F. N. Duncan (1906): Evolution of Elementary Tissues in Relation to Physiological Function. (Brit. med. Ass.) Brit. med. Journ. 1906 Vol. 2 p. 1796. [Two functional systems in the Amoeba: 1) a spontan, co-ordinative, conductive sensori-motor protopl. (main body of A.) 2) a digestive assimilative mechanism, the nucleus. Besides these circulating fluid. Pseudopods consist of pure protopl. with fibrillar structure. Fibrills in cilia of infusoria and smooth muscles of metazoa.

Kanitz, Aristides (1907): Der Einfluß der Temperatur auf die pulsierenden Vacuolen der Infusorien und die Abhängigkeit biologischer Vorgänge von der Temperatur überhaupt. Biol. Centralbl. Bd. 27 p. 11—25.

Keysselitz, G. (1908): Studien über Protozoen. (Aus dem Nachlaß von Fritz Schaudinn.) Arch. Protistenk. Bd. 11 p. 334—350 3 Taf.

Laloy, L. (1906): La théorie des tropismes et les manifestations vitales des organismes inférieurs. Rev. scient. (5) T. 6 p. 490—497 6 figs. Tropismes et protozoaires par Emm. Fauré-Fremiet p. 567—568.

Landacre, F. L. (1908): The Protozoa of Sandusky Bay and Vicinity. (Contrib. Dept. Zool. Entom. No. 28.) Proc. Ohio State Acad. Sc. Vol. 4 p. 421—472.

Lauterborn, Robert (1908): Protozoenstudien. V. Teil. Zur Kenntnis einiger Rhizopoden und Infusorien aus dem Gebiete des Oberrheins. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 90 p. 646—669 3 Taf. [3 nn. spp. in: Hyalosphenia, Condylostoma, Pelodinium n. g., Ctenostomidae n. fam., Sphaerophrya soliformis n. nom. pro Sph. sol. Lauterborn non Metschnikoff.]

Prowazek, S. (1907): Die Sexualität bei den Protisten. Arch. Protistenk. Bd. 9 p. 22—32. [Geschlechtl. Dimorphismus, eine Elementarerscheinung des Organischen.]

— (1908): Bemerkungen zu dem Geschlechtsproblem bei den Protozoen. Zool. Anz. Bd. 32 p. 789—793.

Schorler, B., J. Thallwitz und K. Schiller (1906): Pflanzen- und Tierwelt des Moritzburger Großteiches bei Dresden. Ann. Biol. lacustre T. 1 p. 193—303.

Stiles, C. W. (1907): Some General Principles in connection with Protozoa as Factors of Disease. (Amer. Ass. Adv. Sc.) Science N. S. Vol. 25 p. 696.

Thesing, C. (1907): In Wehr und Waffen. Kosmos Stuttgart Bd. 4 p. 199—203 13 Fig. [Außenskelett von Protozoen.]

— (1907): Zoologische Umschau. Kosmos Stuttgart Bd. 4 p. 161—166 3 Fig.

— (1907): Urtierchen als Parasiten und Krankheitserreger. Himmel und Erde Jahrg. 19 p. 49—66, 124—137, 163—175 19 Fig.

— (1907): Gesellige Vereinigungen bei Urtierchen. Himmel und Erde Jahrg. 19 p. 563—569.

Waugh, William F. (1906): Selective Absorption by the Cell. Med. Rec. New York Vol. 69 p. 10—12. [Nutrition of tissue cells compared with that of protozoa (chemotaxis).]

Wenyon, C. M. (1907): Observations on the Protozoa in the Intestine of Mice. Arch. Protistenk., Suppl. I, p. 169—201 3 Taf. 1 Fig.

Wilson, Edmund (1907): The Protozoa from the Standpoint of the General Naturalist. (Amer. Ass. Adv. Sc.) Science N. S. Vol. 25 p. 694—696.

Mikroskopische Technik.

Achard, Ch. et M. Aynaud (1906): Sur le rôle du chlorure de sodium dans l'imprégnation histologique des tissus par l'argent. C. R. Acad. Sc. Paris T. 142 p. 1571—1572. [Théorie de l'imprégnation (Formation de chlorure d'argent, nécessité de la présence de Cl.) et des milieux vitaux — Quinton. (Déchloruration et rechloruration, échanges osmotiques).]

Ambronn, H. (1907): Über Institute für wissenschaftliche Mikroskopie und deren Aufgaben. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 24 p. 1—12.

Arning, A. (1907): Färbung der Spirochaete pallida. (Ärztl. Ver. Hamburg.) Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 1027.

Benda, C.: cf. sub Spirochäten.

Bensley, Robert K. (1906): An Examination of the Methods for the Michrochemical Detection of Phosphorus in Tissues. Amer. Journ. Anat. Vol. 5 p. 15—16.

Blaschko, A.: cf. sub Spirochäten.

Bonney, Victor (1906): Eine neue und leicht auszuführende dreifache Färbung für Zellen und Gewebsschnitte nach Flemming's Dreifachbehandlung. Arch. path. Anat. Bd. 185 p. 359—361.

Burnett, Clough Turrill (1906): The Flagellum Staining of Spirochaeta obermeiri. 8th ann. Rep. Michigan Acad. Sc. p. 145—146.

Conrady, A. E. (1906): Note on an Early Criticism of the Abbé Theory. Journ. R. micr. Soc. London 1906 p. 645—647.

Crawford, W. C. (1905): The Microscope as an Instrument of Social Progress. Proc. Scott. micr. Soc. Vol. 4 p. 55—67.

Deegener, P. (1906): Der mikrophotographische Apparat von H. O. Jurl. Nat. Zeitschr. Land-Forstwirtsch. Jahrg. 4 p. 220—226 4 Fig.

Dedouy, M. et A. Guillaumin (1906): Traité de microscopie clinique. Paris (Masson et Cie.). 8° 428 p. 93 pls. 38 figs. Frcs. 50.— rel.

Dohi, Sh.: cf. sub Spirochäten.

Digitized by Google

Dolby, Edward P. (1907): The Pietzsch Microtome. Trans. Amer. micr. Soc. Vol. 27 p. 152—153.

Eninger, L. (1906): Zwei neue Apparate zum Zeichnen mikroskopischer Präparate. (Ärztl. Ver. Frankfurt a. M.) München. med. Wochenschr. Jahrg. 53 p. 2322.

— (1907): Ein neuer Apparat zum Zeichnen und Projizieren. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 24 p. 26—34 5 Fig.

Ehrlich, Hugo: cf. snb Spirochäten.

França, Carlos (1907): Coloration vitale des Trypanosomes. Bull. Soc. portug. Sc. nat. Vol. 1 p. 9—11.

Frazer, A. (1905): Attachment for Freezing which may be Applied to Leitz's Hand Microtome. Proc. Scott. micr. Soc. Vol. 4 p. 69 1 fig.

Giemsa, G. (1907): Beitrag zur Färbung der Spirochaeta pallida (Schaudinn) in Ausstrichpräparaten. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 676—679 1 Fig.

Gilson, G. (1906): Un nouveau médium solidifiable pour le montage des préparations microscopiques. La Cellule T. 23 p. 425—432.

Gordon, J. W. (1907): The Use of a Top Stop for Developing Latent Powers of the Microscope. Journ. R. micr. Soc. London 1907 p. 1—13 3 pls. 2 figs.

Gottberg, Max (1904): Methoden znr Darstellnng von Spirochäten und Trypanosomen in Organschnitten. Arch. Hyg. Bd. 65 p. 243—251 2 Taf.

Griggs, Robert F. (1907): Waterglass for Marking Slides. Ohio Natural. Vol. 7 p. 157—158.

Hirsch, Paul (1906): Das Ultramikroskop. Seine Einrichtung und seine Anwendnng. Nat. Wochenschr. Bd. 21 p. 465—470 9 Fig.

Hoppe, Fritz (1906): Znr Technik der Weigert'schen Gliafärbung. Neurol. Centralbl. Jahrg. 25 p. 854—855.

Kopsch, Fr. (1906): Kleinere Mitteilungen zur mikroskopischen Technik. Intern. Monatsschr. Anat. Physiol. Bd. 23 p. 359—360. [Färbung der Thrombocytenkerne des Menschenblutes im Bluttrockenpräparate. Kurspräparate ans versilberter Lunge.]

Kraus, Alfred (1906): Zur Technik der Spirochätenfärbung. München. med. Wochenschr. Jahrg. 53 p. 2568.

Landsteiner, K. und V. Mucha (1906): Znr Technik der Spirochätenuntersuchnng. Wien. klin. Wochenschr. Jahrg. 19 p. 1349—1350. [Bei Dnnkelfeldbelenchtnng wie bei Ultramikroskopie. Auch znr Beobachtnng der „Biologie" der Sp.]

Larionoff, W. (1907): Die feine Struktur und eine nene Färbnngsmethode des Gehirns des Menschen und der Tiere. Arch. Psychiatr. Bd. 43 p. 388—397 3 Taf.

Lebrun, Hector (1906): Le microscope et la méthode rotative. La Nature Ann. 34 Sem. 2 p. 211—214 4 figs.

Lefevre, George (1906): An Oil-Immersion Paraffine Bath. (Amer. Soc. Zool.) Science N. S. Vol. 23 p. 528—529.

Levaniti, C. (1906): A propos de l'imprégnation au nitrate d'argent des spirochètes snr conpes. C. R. Soc. Biol. Paris T. 60 p. 67—68.

Levaniti, C. et Manouélian (1906): Nouvelle méthode rapide pour la coloration des spirochètes sur coupes. C. R. Soc. Biol. Paris T. 60 p. 134—136.

Loeffler, F. (1907): Neue Verfahren znr Schnellfärbnng von Microorganismen, insbesondere der Blntparasiten, Spirochäten, Gonococcen und Diphtheriebacillen. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 169—171.

Malassez, L. (1906): Snr la notation des objectifs microscopiques. C. R. Soc. Biol. Paris T. 61 p. 669—671.

Mandelbaum, M. (1907): Eine vitale Färbung der Spirochaeta pallida. München. med. Wochenschr. Jahrg. 45 p. 2268—2269.

Mathis, C. (1906): Sur une modification au milieu de Novy MacNeal pour la culture des trypanosomes. C. R. Soc. Biol. Paris T. 61 p. 550—552.

Murbach, L. (1905): A Demonstration Eyepiece. A Desideratum. Journ. applied Micr. Vol. 5 p. 1648 1 fig.

Pappenheim, M. (1907): Färbung der Zellen des Liquor cerebrospinalis mit und ohne Zusatz von Eiweiß. Wien. klin. Wochenschr. Jahrg. 20 p. 286—287.

Petri, R. J. (1907): A. van Leeuwenhoek's Mikroskope. Nat. Wochenschr. Bd. 22 p. 1—7 11 Fig.

Rheinberg, Julius (1905): On the Collected Papers of Abbé, and Microscope Theory in Germany. Journ. Quekett micr. Club (2) Vol. 9 p. 153—166.

Robertson, T. Brailsford (1906): Studies in the Chemistry of the Ion-proteid Compounds. (Second Communication.) II. On the Influence of Electrolytes upon the Staining of Tissues by Iodine-eosin and by Methyl Green. Journ. biol. Chem. Vol. 1 p. 279—304.

Scherrerschewsky, J.: cf. sub Spirochäten.

Schmorl, Georg: cf. sub Spirochäten.

Siedentopf, H. (1907): Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 24 p. 13—20.

Smith, Arthur E. (1906): Note on Stereo-Photo-Micrography. Journ. Quekett micr. Club (2) Vol 9 p. 429—430 3 pls. 2 figs.

Solla, R. (1906): Über den mikrochemischen Nachweis des Phosphors in den Geweben. Nat. Rundsch. Jahrg. 21 p. 599—600.

Sommerfeldt, Ernst (1907): Eine einfache Methode zur Justierung der Nikols am mineralogischen Mikroskop. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 24 p. 24—25.

Sonntag, P. (1907): Der Orlean, ein neues Mittel zur Färbung der verkorkten und cuticularisierten Membran. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 24 p. 21—24.

Spitta, E. J. (1907): A Review of Photo-Micrography. Journ. Quekett micr. Club (2) Vol. 10 p. 51—54.

Stebbins, James H. (1907): A Photomicrographic Outfit. Trans. Amer. micr. Soc. Vol. 27 p. 151—152 1 pl.

Stenczel, Árpád: cf. sub Spirochäten.

Stern, M.: cf. sub Spirochäten.

Stoeltzner, W. (1906): Eine einfache Methode der Markscheidenfärbung. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 23 p. 329.

Studnička, F. K. (1907): Wie kann man im Sehfelde des Mikroskopes zwei verschiedene Präparate gleichzeitig zu sehen bekommen und gleichzeitig projizieren? Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 24 p. 34—38.

Sutton (1906): Experimente über die Resorption durch die Haut. Monatsh. prakt. Dermat. Bd. 43 p. 371—376 3 Fig. [Beschreibung einer Mikrotomklammer für gefrorene Präparate p. 372.]

Traviss, W. R. (1907): Note on an Expanding Stop for Dark-Ground Illumination. Journ. Quekett micr. Club (2) Vol. 10 p. 77—82 6 figs.

Vallet, G. (1906): Note sur un procédé simple de coloration des plaquettes du sang ou hématoblastes chez l'homme. C. R. Soc. Biol. Paris T. 60 p. 21—23. [Réactif de Giemsa. Résultats: Véritables cellules de très faibles dimensions et dont la substance nucléaire paraît éparse dans le protoplasma.]

Volpino, Guido, und Arturo Fontana (1906): Einige Voruntersuchungen über künstliche Kultivierung der Spirochaeta pallida (Schaud.) Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 42 p. 666—669.

Wallart, J. (1906): Über gleichzeitige Darstellung von Fettkörnern, eisenhaltigem Pigment und Zellkernen in Gefrierschnitten. München. med. Wochenschr. Jahrg. 53 p. 2202—2203.

Wright, James Homer (1906): A Method for the Differential Staining of Blood Plates. Boston med. surg. Journ. Vol. 155 p. 30.

Zieler, Karl (1906): Zur Darstellung der Leukocytenkörnelungen sowie der Zellstrukturen und der Bakterien im Gewebe. Centralbl. allg. Path. path. Anat. Bd. 17 p. 433—436. — Bemerkungen von Konrad Helly p. 566.

Zwintz, Julius und Otto Thien (1906): Über einen neuen elektrisch heizbaren Objekttisch für Mikroskope. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 42 p. 179—181 1 fig.

I. Kl.: *Sarcodina.*

I. Subkl.: *Rhizopoda.*

(Hierbei Literatur über Amöben-Dysenterie.)

Abe, Nakao (1908): Über die Ätiologie der Dysenterie. Arch. Hyg. Bd. 65 p. 107—139. Dysenterie (Epidemie in Südjapan) weder durch Amoeba coli noch Bacill. dysenteriae Shiga verursacht, sondern durch einen dem Bac. col. comm. ähnlichen Bacillus.

Almera Jaime (1906): Descripción geológica de la comarca titulada „Plana de Vich". Mem. Soc. españ. Hist. nat. T. 3 p. 423—468 1 mapa [Foraminifera].

Awerinzew, S. (1907): Über die Süßwasserprotozoen der Insel Waigatsch. Zool. Anz. Bd. 31 p. 306—312, 5 Fig. [Schaudinnula n. g. arcelloides u. sp.].

— (1907): Beiträge zur Struktur des Protoplasma und des Kernes von Amoeba protens (Pall). Zool. Anz. Bd. 32 p. 45—51 2 Fig.

— (1907): Die Struktur und die chemische Zusammensetzung der Gehäuse bei den Süßwasserrhizopoden. Arch. Protistenkunde Bd. 8 p. 95—111 8 Fig. [Organische Substanz der Gehäuse ist albumoidartig. „Pseudo-Chitin".]

— (1907): Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserrhizopoden. Arch. Protistenkunde Bd. 8 p. 112—119 2 Fig.

— (1907): Über einige neue Arten gehäusetragender Rhizopoden des Süßwassers. Arch. Protistenkunde Bd. 8 p. 86—94 18 Fig. [N. sp. in: Pyxidicula, Lecquerensia 2, Difflugia, Nebela 3.]

— cf. sub Allgemeines.

Bagg, Rufus Mather, jr. (1908): Foraminifera Collected near the Hawaiian Islands by the Steamer Albatross in 1902. Proc. U. S. nat. Mus. Vol. 34 p. 113—172 1 pl. [5 un. spp. in: Bigenerina, Gaudryina, Bolivina, Sagraina, Pulvinulina 2 un. subspp. in: Virgulina, Uvigerina.]

Blackham, R. J. (1906): Tropical Dysentery. Lancet Vol. 171 p. 1493—1500 1 fig.

Benham, W. B. (1905): Note on the Occurrence of the Foraminiferan Genus Ramulina in the New Zealand Waters. Trans. Proc. New Zealand Institut. Vol. 37 p. 300.

Blanchard, R. (1906): L'appendicite et la typhlo-colite sont très fréquemment des affections vermineuses. Arch. Parasitol. T. 10 p. 405—436 [Amoebien].

Bott, Karl (1907): Über die Fortpflanzung von Pelomyxa palustris nebst Mitteilungen über ihren Bau. Arch. Protistenkunde Bd. 8 p. 120—158 2 Taf. 1 Fig.

Boussac, Jean (1906): Développement et Morphologie de quelques Foraminifères de Priabona. Bull. Soc. géol. France (4) T. 6 p. 88—97 3 pls. [2 nn. spp. in: Pellatispira n. g. Spiroclypeus.]

— (1906): Sur le terrain Nummulitique à Biarritz et dans le Vicentin. Bull. Soc. géol. France (4) T. 6 p. 555—560.

— (1906): Le Terrain Nummulitique des Alpes méridionales. Bull. Soc. géol. France (4) T. 6 p. 261—264.

— (1906): Sur la formation du réseau des Nummulites réticulées. Bull. Soc. géol. France (4) T. 6 p. 98—100 1 pl.

Bullen, R. Ashington (1906): Notes on some Microzoa and Mollusca from East Crète. Geol. Mag. N. S. (5) Vol. 3 p. 354—358 2 pls. [Foraminifera].

Calkins, Gary N. (1907): The Fertilization of Amoeba proteus. Biol. Bull. Vol. 13 p. 219—230 2 Taf. [Conjugation of nuclei within original cell parent (endogamy).]

— cf. sub Allgemeines.

Caullery, Maurice (1906): Sur un Amoebien parasite des embryons de Peltogaster curvatus Kossm. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 61 p. 266—269 4 figs. [A. paedophthora n. sp.]

Chapman, Frederick (1907): Report on Pleistocene Microzoa from a Boring in the Bed of the Buffalo River, East London. Rec. Albany Mus. Vol. 2 p. 6—17 1 fig. [Foraminifera].

— (1908): On Dimorphism in the Recent Foraminifer, Alveolina boscii Defr. sp. Journ. R. micr. Soc. London 1908 p. 151—153 2 pls. 1 fig.

— (1908): On the Tertiary Limestones and Foraminiferal Tuffs of Malekula, New Hebrides. Proc. Linn. Soc. New South Wales Vol. 32 p. 745—760 5 pls. [Alveolina cucumoides n. sp.]

Checchia-Rispoli, Giuseppe (1906): Sull'Eocene di Capo S. Andrea presso Taormina. Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 15 Sem. 2 p. 325—327.

Cushman, Joseph A., and William P. Henderson (1906): A Preliminary Study of the Finer Structure of Arcella. Amer. Natural. Vol. 40 p. 797—802 5 figs.

Doflein, F. (1907): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien. Arch. Protistenkunde Suppl. 1 p. 250—293 3 Taf. 17 Fig.

— cf. sub Allgemeines.

Douvillé, Henri (1906): Les calcaires à Fusulines de l'Indo-Chine. Bull. Soc. géol. France (4) T. 6 p. 576—587 2 pls. 10 figs. [Alveolinella n. g. pro Alveolina quoyi.]

— (1906): Evolution et enchaînements des Foraminifères. Bull. Soc. géol. France (4) T. 6 p. 588—603 1 pl. 3 figs.

(1906): Sur la structure du test dans les Fusulines. C. R. Acad. Sc. Paris T. 143 p. 258—261.

Douvillé, Robert (1907): Sur la variation chez les Foraminifères du genre Lepidocyclina. Bull. Soc. géol. France (4) T. 6 p. 51—57 37 figs.

— (1907): Sur des Lépidocyclines nouvelles. Bull. Soc. géol. France (4) T. 6 p. 307—313 1 pl. 3 figs. [2 nn. spp.].

Elpatiewsky (1907): Zur Fortpflanzung von Arcella vulgaris Ehrbg. Arch. Protistenkunde Bd. 10 p. 439—466 2 Taf. 8 Fig.

Fauré-Fremiet, E. (1908) Microgromiu Spumosa (sp. nov.). Bull. Soc. zool. France T. 33 p. 76—77 1 figs.

von Friedberg, Wilhelm Salomon (1905): Eine sarmatische Fauna aus der Umgegend von Tarnobrzeg in Westgalizien. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien math.-nat. Kl. Bd. 114 Abt. 1 p. 275—327 1 Taf. 3 Fig. [Foraminifera].

Goldschmidt, R. (1907): Über die Lebensgeschichte der Mastigamöben. Sitz.-Ber. Ges. Morphol. Physiol. München Bd. 23 p. 1—6 2 Fig. [Macro- und Microgametocyten. Kernduplismus.]

Gough, Geo. C. (1906): The Bottom Deposits of Larne Lough. Fisheries Ireland scient. Invest. 1906 No. 4, 12 pp. 1 map. [Foraminifera].

— (1907): The Foraminifera of Larne Lough and District. Rep. Sea Inland Fish. Ireland 1905 Pt. 2 p. 55—62 1 pl.

Goddard, E. J. und H. I. Jensen (1907): Contributions to a Knowledge of Australian Foraminifera Pt. 2 Proc. Linn. Soc. New. South Wales Vol. 32 p. 291—318 1 pl. [6 nn. spp. in: Sagrina 2, Articulina, Cerviciferina n. g., Frondicularia, Reophax. 3 nn. varr. in: Cristellaria, Lagena, Nodosaria.]

Gürich, G. (1907): Spongiostromidae — eine neue Familie krusteubildender Organismen aus dem Kohlenkalke von Belgien. Neu. Jahrb. Min. Geol. Pal. 1907 Bd. 1 p. 131—138 1 Taf. [14 nn. spp. in: Aphrostroma u. g., Pycnostroma u. g. 2, Spongiostroma 4, Malacostroma u. g. 3, Chondrostoma u. g. 4, Spongiostromaceae u. ord.]

Halaváts, Julius (1907): Geologischer Bau der Umgebung von Szászsebes. (Bericht über die geologische Detailaufnahme im Jahre 1905.) Jahresber. k. ung. geol. Anst. 1905 p. 82—197.

Haupt, O. (1905): Ein Kreide ähnlicher, wahrscheinlich jungtertiärer Kalkmergel aus Kaiser-Wilhelmsland (Deutsch-Neu-Guinea). Zeitschr. deutsch. geol. Ges. Bd. 57 Protok. p. 565—569 1 Fig. [Foraminifera und Radiolaria].

Hill, M. D. (1908): A Variation in Amoeba. Nature Vol. 77 p. 367—368.

Hodge, C. F.: cf. sub Allgemeines.

Holst, Nils Olof (1906): De senglacialn lagren vid Toppeladugård Med beskrifning af et nytt Växtfo sil, Holstia spleudens af O. Hagström. Sver. geol. Unders. Ser. C. No. 200 42 pp. 1 Taf. 3 figs. [Rhizopoda].

Hoogenraad, H. R. (1907): Zur Kenntnis von Hyalodiscus rubicundus Hertwig und Lesser. Arch. Protistenkunde Bd. 9 p 84—99 21 Fig.

— (1908): Rhizopoden en heliozoen uit het zoetwater van Nederland. Tijdschr. nederl. dierk. Vereen. (2) D. 10 p. 384—424.

Hornstein, Ferd. Friedr. (1906): Neues vom Kasseler Tertiär. Zeitschr. deutsch. geol. Ges. Bd. 58. Briefl. Mitt. p. 114—118 2 Fig. [Foraminifera].

Hucke, Kurt (1907): Ein Beitrag zur Phylogenie der Thalamophoren. Arch. Protistenkunde Bd. 9 p. 33—52 2 Fig.

Jiménez de Cisneros, Daniel (1906): Nuevos datos para la Geologia del Sudeste de España. Bol. Soc. españ. Hist. nat. T. 6 p. 211—218 3 figs.

Joukowsky, E. (1906): Sur quelques affleurements nouveaux de roches tertiaires dans l'Isthme de Panama. Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève Vol. 35 p. 155—178 2 pls. 5 figs. [Foraminifera].

Jürgens (1906): Über Amöbenenteritis und ihre Beziehungen zur epidemischen Ruhr (mit Demonstrationen). (Ges. Charitéärzte Berlin.) Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 43 p. 1607—1608. Diskurs p. 1608—1609.

Kirk, H. B. (1907): Notes on Two Marine Gymnomyxa. Trans. Proc. New Zealand Inst. Vol. 39 p. 520—522 2 pls. [2 nn. spp. in: Amoeba, Myxoplasma n. g.!]

Krumbeck, Lothar (1906): Beiträge znr Geologie und Paläontologie von Tripolis. Paläontogr. Bd. 53 p. 51—136, 3 Taf. 3 Fig. [Foraminifera].

Leriche, Maurice (1906): Snr l'extensiou des grès à Nnmmulites laevigatus dans le nord de la France et sur les relations des bassins parisien et helge à l'époque lutetienne. C. R. Ass. franç. Av. Sc. Sess. 34 p. 394—402.

Lister, J. J. (1907): The Life-History of the Foraminifera. Rep. 76th Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. p. 583—596. [Rev. Natnre Vol. 74 p. 400—406.]

Lotti, B. (1906): Osservazioni geologiche nei dintorni di Rieti. Boll. Com. geol. Italia Vol. 37 p. 280—316 3 figs.

Maury, E. et E. Caziot (1905): Etnde géologique de la presqu'île St-Jean (Alpes-Maritimes). Bull. Soc. géol. France (4) T. 5 p. 581—592 5 figs. [Foraminifera].

Murray, James (1907): Some Rhizopods and Heliozoa of the Forth Area. Ann. Scott. nat. Hist. 1907 p. 93—96.

Musgrave, W. E., and Moses T. Clegg (1906): The Cultivation and Pathogenesis of Amoebae. Philippine Journ. Sc. Vol. 1 p. 909—950 5 pls.

Neresheimer, Eugen (1905): Über vegetative Kernveränderungen bei Amoeba dofleini nov. sp. Arch. Protistenknnde Bd. 6 p. 147—165, 1 Taf. 13 Fig.

Oppenheim, Paul (1906): Nene Beiträge znr Geologie und Paläontologie der Balkanhalhinsel. Zeitschr. deutsch. geol. Ges. Bd. 58 p. 109—180 1 Taf. 8 Fig. [Foraminifera].

Osimo, Giuseppina (1907): Il genere „Siderolithes" Lamk. Atti Accad. Sc. Torlno Vol. 42 p. 273—285 1 tav. 2 figs. [4 un. spp. 3 nn. varr.].

Penard, E. (1905): Observations sur les Amibes à pellicule. Arch. Protistenkunde Bd. 6 p. 175—206 20 figs. [A. papyracea u. sp. Nntrition, locomotion etc.]

— (1906): Notes snr qnelqnes Sarcodinés. Rev. Snisse Zool. T. 14 p. 109—141 1 pl. [Placocista glabra n. sp. 1 n. var. in Difflngia.]

— (1907): On Some Rhizopods from the Sikkim Himalaya. Journ. R. micr. Soc. London 1907 p. 274—278 1 pl. [Bulinella n. g. indica n. sp.]

— (1907): Recherches hiologiques sur deux Lieberkühnia. Arch. Protistenkunde. Bd. 8 p. 225—258 22 figs. [Charactères différentiels des denx espèces: L. palndosa et wageneri.]

Prandtl, Hans (1907): Der Entwicklnngskreis von Allogromia sp. Arch. Protistenk. Bd. 9 p. 1—21 1 Taf. 5 Fig. [Vegetative Generation freilebend, Gametenhildung in Amoeha proteus. Nach Kopnlation folgt Flagellatenstadinm.]

— (1907): Die physiologische Degeneration der Amoeba protens. Arch. Protistenk. Bd. 8 p. 281—293 1 Taf. 2 Fig.

Prever, P. L. (1907): Sn alcnni terreni a Nnmmnliti e ad Orbitoidi dell'alta valle dell'Aniene. Boll. Com. geol. Italia Vol. 38 p. 101—108.

Ravagli, Maria (1908): Calcari nnmmulitici dei dintorni di Firenze. Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 17 Sem. 1 p. 125—129.

Remeš, M. (1906): Vrchní vrstvy křídové v Klokočově u Příbora. Zprávy Komm. přírod. Prozkonm. Moravy Odděl. geol.-pal. Čis. 5, 7 pp. [Die oberen Kreideschichten in Klokočov und Příbor. — Foraminifera.]

Reukauf, E. (1906). Die kleinsten Banwerke der Welt. Kosmos Stuttgart Bd. 3 p. 174—179 25 Fig.

Rhumbler, L. (1906): Foraminiferen von Laysan und den Chatainseln. (Ergebnisse einer Reise nach dem Pazifik. Schauinsland 1896—1897.) Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 24 p. 21—80 4 Taf. [10 nn. spp. in: Hyperammina, Tubinella (n. g. pro Articulina inornata), Nodobaculagia, Miliolina 5, Adelosina, Discorbina 1 n. var. in: Spirillina, Tubinellinae n. subfam.]

Schröder, Olaw (1907): Echinogromia multifenestrata nov. gen. nov. spec. Eine neue, zu den Rhabdamminiden gehörende Rhizopodenart. Deutsch. Südpol-Exped. Bd. 9 Zool. Bd. 1 p. 343—348 1 Taf.

Schubert, R. J. (1907): Vorläufige Mitteilung über Foraminiferen und Kalkalgen aus dem dalmatinischen Karbon. Verh. geol. Reichsanst. Wien 1907 p. 211—214 [Nummulostagina].

— (1908): Beiträge zu einer natürlichen Systematik der Foraminiferen. Neu. Jahrb. Min. Geol. Pal. Beil. Bd. 25 p. 232—260 1 Fig.

Schubotz, Hermann (1905): Beiträge zur Kenntnis der Amoeba blattae (Bütschli) und Amoeba protens (Pall.). Arch. Protistenkunde Bd. 6 p. 1—46 2 Taf.

Schulze, Franz Eilhard (1905/6): Die Xenophyophosen, eine besondere Gruppe der Rhizopoden. Wiss. Ergebn. deutsch. Tiefsee-Expedition Bd. 11 p. 1—55 8 Taf. [n. sp. in: Psammetta n. g.]. — Die Xenophyophoren der Siboga-Expedition. Siboga-Exped. Monogr. No. 4 p. 1—18 3 Taf.

— (1906): Die Xenophyophoren der amerikanischen Albatrosexpedition 1904—05 nebst einer geschichtlichen Einleitung. Sitz.-Ber. Ges. nat. Freunde Berlin 1906 p. 205—229 1 Kart. [Stannomidae. Psamminidae nn. fam.]

von Seidlitz, Wilfried (1906): Geologische Untersuchungen im östlichen Rätikon. Ber. nat. Ges. Freiburg i. Br. Bd. 16 p. 232—235 5 Taf. 20 Fig. [Foraminifera].

Sidebottom, Henry (1907): Report on the Recent Foraminifera from the Coast of the Island of Delos (Grecian Archipelago). Part. IV. Mem. Proc. Manchester liter. philos. Soc. Vol. 51 No. 9, 22 pp. 4 pls. 7 figs. [nn. spp. in: Nodosaria, Lingulina 2 (1 n. var.), Frondicularia, Polymorphina (?).]

Stoltz, Karl (1906): Untersuchungen des Septarien-Tones vom Martinsberg bei Wonsheim in Rheinhessen. Notizbl. Ver. Erdkunde großh. geol. Landesanstalt Darmstadt (4) Heft 27 p. 49—53.

Stuchlik, Heinrich (1906): Die Faziesentwicklung der südbayrischen Oligocänmolasse. Jahrb. geol. Reichsanst. Wien Bd. 56 p. 277—350 2 Taf. 5 Fig. [Foraminifera].

Trabucco, G. (1906): Fossili, stratigrafia ed età dei terreni della Repubblica di S. Marino. Atti Soc. tosc. Sc. nat. Proc.-verb. Vol. 16 p. 7—12 [Foraminifera].

Vierreck, H. (1907): Über Amöbendysenterie. Verh. Ges. deutsch. Naturf. Ärzte Vers. 78 Tl. 2 Hälfte 2 p. 392.

Winter, F. W. (1907): Zur Kenntnis der Thalamophoren. I. Untersuchung über Peneroplis pertusus (Forskål). Arch. Protistenkunde Bd. 10 p. 1—113 2 Taf. 10 Fig. [Schalendimorphismus auf Chromatindimorphismus — „Dichromasie" — (resp. daraus folgende verschiedene Entstehung der Primärkammer) zurückzuführen.]

Yabe, H. (1906): A Contribution to the Genus Fusulina, with Notes on a Fusulina-Limestone from Korea. Journ. Coll. Sc. Univ. Tokyo Vol. 21 Art. 5, 36 pp. 3 pls. [Doliolina, Neoschwagerina nn. subgg.]

Zarnik (1907): Über ein neues Protozoon. (Physikal.-med. Ges. Würzburg.) München. med. Wochenschr. Jahrg. 54 p. 1612. — Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 1887. [Solenopus chondrophorus n. g. n. sp., zur Gruppe der Plasmodroma gehörig. Erbsengröße.]

Zuelzer, Margarete (1907): Über den Einfluß des Meerwassers auf die pulsierende Vakuole. Sitz.-Ber. Ges. nat. Freunde Berlin 1907 p. 90—94 2 Fig.

II. Subkl.: *Heliozoa.*

Hoogenraad, H. R. (1907): Einige Beobachtungen an Vampyrella lateritia Leidy. Arch. Protistenkunde Bd. 8 p. 216—224 10 Fig.

— cf. sub Rhizopoda

Lord, J. E. (1906): Notes on Acanthocystis pertyana. Trans. Manchester micr. Soc. 1905 p. 41—44 1 pl.

Murray, James (1906): Notes on the Biology of the Lochs of the Shin Basin. Scott. geogr. Mag. Vol. 22 p. 361 [Heliozoa].

— cf. sub Rhizopoda.

III. Subkl.: *Radiolaria.*

Borgert, A. (1905): Die Tripyleen-Radiolarien der Plankton-Expedition. Tuscaroridae. Ergebn. Plankton-Exped. Bd. 3 L. h. 2 p. 93—112 1 Taf. 2 Fig.

— (1906): Die Tripyleen-Radiolarien der Plankton-Expedition. Medusettidae. Ergebn. Plankton-Exped. Bd. 3 L. h. 4 p. 131—192 4 Taf. [Planktonetta decapus n. sp.]

— (1907): Über ein paar interessante neue Protozoenformen aus dem Atlantischen Ozean und anderes. Dritte Mitteilung über die Tripyleenausbeute der Plankton-Expedition. Arch. Protistenk. Bd. 9 p. 430—448 10 Fig. [nn. spp. in: Halocella n. g., Lobocella n. g., Cornucella n. g., Globicella n. g.]

— (1907): Die Tripyleen-Radiolarien der Plankton-Expedition. Concharidae. Ergebn. Plankton-Exped. Bd. 3 L. h. 5 p. 193—230, 3 Taf. [2 nn. spp. in: Conchellium Conchopsis.]

Bütschli, O. (1906): Über die chemische Natur der Skeletsubstanz der Acantharia. Zool. Anz. Bd. 30 p. 784—789.

Häcker, Valentin (1907): Zur Kenntnis der Castanelliden und Porospathiden. Fünfte Mitteilung über die Tripyleen der „Valdivia"-Ausbeute. Arch. Protistenk. Bd. 8 p. 52—65 11 Fig. [4 nn. spp. in: Castanissa, Castannra, Castanidium, Castanea.]

— (1907): Zur Statik und Entwicklung des Cölographidenskelettes. Achte Mitteilung über die Radiolarien der „Valdivia"-Ausbeute. Arch. Protistenk. Bd. 9 p. 139—169 20 Fig. [16 nn. spp. in: Coelodiceras n. g. 2, Coelechinus n. g., Coelotetraceras n. g., Coelodrymus, Coelothyrsus n. g., Coelographis 5, Coelodecas 4, Coelanthemum n. g.]

— (1907): Altertümliche Sphärellarien und Cyrtellarien aus großen Meerestiefen. Neunte Mitteilung über die Radiolarien der „Valdivia"-Ausbeute. Arch. Protistenk. Bd. 10 p. 114—126 13 Fig. [Übereinstimmung mit tiefenlebenden Tripyleen.]

— (1907): Über Chromosomen- und Sporenbildung bei Radiolarien. Verh. deutsch. zool. Ges. 17. Vers. p. 74—84 13 Fig.

Haupt, O.: cf. sub Rhizopoda.

Lehder, Johannes (1906): Die Phosphoritkonkretion des Untersten Culms in Ostthüringen und dem Vogtlande. Neu. Min. Geol. Pal. Beil.-Bd. 22 p. 48—113 2 Fig. [Radiolarien.]

Mielck, W. (1908): Acanthometren von Neu-Pommern. Wiss. Meeresuntersuch. N. F. Bd. 10 Abt. Keil p. 39—105 5 Taf. 20 Fig. [6 nn. spp. in: Acanthochiasma 3, Acanthonia 2, Amphilonchidinm.]

Popofsky, A. (1906): Die Acantharien der Plankton-Expedition. Teil II: Acanthophracta. Ergebn. Plankton-Exped. Bd. 3 Lf. B 160 pp. 16 Taf. [12 nn. spp. in: Drataspis 2 (2 nn. varr.), Thoracaspis 2 (3 nn. varr.), Hystrichaspis, Coleaspis, Tessaraspis 3 (2 nn. varr.), Lychnaspis, Diploconus 2, Drataspis, Diporaspis, Coleaspis nn. subgg, Globispinum n. g. pro Acontaspis Canceolata, Cribrosphaera pro Phatnaspis polypora, Tignisphaera pro Icosaspis tahnlata.]

— (1906): Über Acanthomethriden des Indischen nnd Atlantischen Ozeans. Arch. Protistenk. Bd. 7 p. 345—394 4 Taf. [nn. spp. in: Acanthochiasma, Acanthometron, Zygacantha.]

— (1907): Die nordischen Acantharien. Teil II: Acanthophracten. Nordisches Plankton Lief. 6 Nr. 16 p. 71—89 9 Fig.

— (1907): Nene Radiolarien der dentschen Südpolar-Expedition. Zool. Anz. Bd. 31 p. 697—705 5 Fig. [5 nn. spp. in: Lithacanthns n. g. 2, Tetracanthus n. g., Conostylns n. g. 2, Lithacanthidae n. fam.]

Robinson, Thos. (1905): Notes on the Radiolaria. Trans. Manchester micr. Soc. 1904 p. 44—54 1 pl.

Schmidt, Wilhelm J. (1907): Einige nene Castanelliden-Arten. Zool. Anz. Bd. 32 p. 297—302 8 Fig. [7 nn. spp. in: Castanella 4, Castanissa 3, Castanopsis.]

Schouteden, R. (1907): La formation des spores chez les Thalassicola (Radiolaires). Ann. Soc. zool. malacol. Belgiqne T. 42 p. 35—41.

Schröder, Olaw (1907): Eine gestielte Acanthometride. (Podactinelins sessilis nov. gen., nov. spec.) Verh. nat.-med. Ver. Heidelberg N. F. Bd. 8 p. 369—370.

— (1907): Nene Radiolarien (Cytocladus gracilis nnd C. maior) der deutschen Südpolar-Expedition 1901—1903. Dentsch. Südpol.-Exped. Bd. 9 Zool. Bd. 1 p. 205—223 3 Taf. 2 Fig. [2 nn. spp. in: Cytocladns n. g., Cytocladidae n. fam.]

— (1907): Eine gestielte Acanthometride (Podactinelius sessilis Ol. Schr. n. g. n. sp.) der dentschen Südpolar-Expedition 1901—1903. Dentsch. Südpol.-Exped. Bd. 9 Zool. Bd. 1 p. 225—236 2 Taf.

II. Kl.: *Mastigophora.*

I. Snbkl.: *Euflagellata.*

[Hierhei die Literatur über Trypanosomen-Krankheiten.]

Anonym (1907): III. Bericht des Herrn Geh. Med.-Rat Prof. Robert Koch von der dentschen Expedition zur Erforschung der Schlafkrankheit. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 1462—1463. — Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 44 p. 1523—1527.

Awerinzew, S. (1907): Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten. Zool. Anz. Bd. 31 p. 834—841 9 Fig.

—: cf. snb Allgemeines.

Bachmann, Hans (1906/07): Le plancton des lacs Ecossais. C. R. Soc. helvét. Sc. nat. 89me Sess. p. 63–65. — Planktonstndien an den schottischen Seen. Verh. schweiz. nat. Ges. 89. Vers. p. 65.

Battaglia, Mario (1908): Hepatitis bei experimenteller Trypanosomiasis. Centralbl. Bakt. Parasit. Aht. 1 Orig. Bd. 46 p. 328—332.

Blanchard, R. (1907): La conférence internationale sur la maladie dn sommeil. Semaine méd. Ann. 27 p. 313—316.

Blanchard, R. et Marc Blatin (1907): Immunité de la marmotte en hibernation à l'égard des maladies parasitaires. Arch. Parasitol. T. 11 p. 361—378. — Bull. Soc. zool. France T. 32 p. 32—37. [Immnnité absolue envers Trypanosoma Brucei, Tr. gambiense, Tr. Evansi et au Tr. d'El Debab, en sommeil hibernal. Toxines font défant, parasites meurent par réfroidissement. Marmotte éveillée est sensihle anx Tr. Marm. est refractaire à l'infestation de Spirochaeta Dnttoni à l'état de veille et d'hibernation, se laisse infecter par la trichine à l'état de veille (refract. pendant le somm. hib.)]

Bouet, G. (1906): Cnlture dn Trypanosome de la grenouille (Trypanosoma rotatorinm). Ann. Inst. Pasteur T. 20 p. 564—577 1 pl. 2 figs.

— (1907): Les Trypanosomiases animales de la Basse-Côte d'Ivoire. (Note préliminaire.) Ann. Inst. Pastenr T. 21 p. 468—474.

— (1907): Les Trypanosomiases de la Hante-Côte d'Ivoire. (Note préliminaire.) Ann. Inst. Pastenr T. 21 p. 969–982.

Bouffard, G. (1907): La Souma, trypanosomiase du Sondan français. Note préliminaire. Ann. Inst. Pasteur T. 21 p. 587—592.

— (1908): La Baleri. Trypanosomiase animale des territoires de la bonche du Niger. Ann. Inst. Pasteur T. 22 p. 1—26 3 fig. [Tr. pecandi.]

Broden, A. et J. Rodhain (1907): Traitement de la Trypanosomiase hnmaine (Maladie dn sommeil). Arch. Schiffs- Tropenhyg. Bd. 11 p. 73—79. [Atoxyl.]

Brodsky, A (1908): Sur une adaptation à la vie littorale chez l'Onychodactylus acrohates Entz. Arch. Zool. expér. (4) T. 8 p. 51—53 1 fig.

Brumpt, E. (1906): Expériences relatives an mode de transmission des Trypanosomes et des Trypanoplasmes par les Hirudinées. C. R. Soc. Biol. Paris T. 61 p. 77—79.

— (1906): Rôle pathogène et mode de transmission dn Trypanosoma inopinatum Ed. et Et. Sergent. Mode d'inoculation d'antres Trypanosomes. C. R. Soc. Biol. Paris T. 61 p. 167—169.

— (1908): De l'origine des Hémoflagellés dn sang des Vertébrés. C. R. Soc. Biol. Paris T. 64 p. 1046—1048.

Bütschli, O. (1906): Beiträge znr Kenntnis des Paramylons. Arch. Protistenknnde Bd. 7 p. 197—228 1 Taf. 2 Fig.

Buffard, M. et G. E. Schneider (1907): An snjet de la dourine. Rec. Méd. vétér. Paris T. 84 p. 520—525. [Trypanosome le plus aisément décelable au débnt des lésions dourineuses.]

Burnett, Clough Turrill: cf. suh Mikroskopische Technik.

zum Busch, J. F. (1907): Die Konferenz über die Schlafkrankheit in London. Dentsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 1143.

Cazalbou, M. (1907): Contribntion à l'étude des Trypanosomiases de l'Afriqne occidentale. Qnelques modifications de virulence. Ann. Inst. Pasteur T. 21 p. 911—927 1 fig.

Chatton, Edouard et Eugène Alilaire (1908): Coexistence d'nn Leptomonas (Herpetomonas) et d'nn Trypanosoma chez nn Muscide non vulnérant Drosophila confusa Staeger. C. R. Soc. Biol. Paris T. 64 p. 1004—1006 8 figs. [2 nn. spp. in: Leptomonas, Trypanosoma.]

Chifflot, Conte, et Vaney (1906): Kyste de l'ovaire chez le Cyprinus auratus. C. R. Ass. franc. Av. Sc. Sess. 35 p. 125, 533–535.

Clark, H. Walton (1908): The Holophytic Plankton of Lakes Atitlan and Amatitlan, Guatemala. Proc. biol. Soc. Washington Vol. 21 p. 91—106.

Dobell, C. Clifford (1907): Trichomastix serpentis, n. sp. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 51 p. 449—458 1 pl. 2 figs.

— (1908): The Structure and Life-History of Copromonas subtilis, nov. gen. et nov. spec.: a Contribution to our Knowledge of the Flagellata. Quart. Journ. micr. Soc. Vol. 52 p. 75—120 2 pls. 3 figs.

Edington, Alexander and John Morton Coutts (1907): A Note on a Recent Epidemic of Trypanosomiasis at Manritius. Lancet. Vol. 173 p. 952—955 1 fig.

Ehrlich, P. (1907): Chemotherapeutische Trypanosomenstudien. Berl klin. Wochenschrift Jahrg. 44 p. 233–236, 280–283, 341–344.

— (1907): Experimentelle Trypanosomenstudien (Berlin. med. Ges.) München. med. Wochenschr. Jahrg. 54 p. 396; Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 361. [Therapeutische Biologie.]

Feldmann (1908): Die Schlafkrankheit im Bezirk Schirati. Deutsch. med. Wochenschrift Jahrg. 34 p. 584—588 1 Fig.

Fellmer, T. (1907): Veränderungen an Nagana-Trypanosomen durch Igelpassage. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 45 p. 512—515 1 Taf. [Veränderung der Form. Abnahme der Virulenz für Ratten.]

Fourneau, Ernest: cf. sub. Spirochäten.

França, Carlos (1907): Le Trypanosome de l'anguille (Trypanosoma granulosum Laveran et Mesnil). Bull. Soc. portug. Sc. nat. Vol. 1 p. 90—102 1 pl.

— (1907): Culture des Trypanosomes de la Grenouille (T. costatum et T. rotarium) dans le sang de l'animal porteur de l'infection. Bull. Soc. portug. Sc. nat. Vol. 1 p. 5—8 3 figs.

— (1907): Cycle évolutif des Trypanosomes de la Grenouille (Trypanosoma costatum et rotatorium). Bull. Soc. port. Sc. nat. Vol. 1 p. 27—28 2 figs.

— (1908): Cycle évolutif des Trypanosomes de la Grenouille (T. costatum, rotatorium et ionpinatum). Bull. Soc. portug. Sc. nat. Vol. 1 p. 169—170.

— cf. sub Mikroskopische Technik.

Goebel, Oswald (1906): Le nagana chez la ponle. C. R. Soc. Biol. Paris T. 61 p. 321—323.

Gottberg, Max: cf. sub Mikroskopische Technik.

Grant, James (1906): Sleeping Sickness. Trans. R. Soc. Canada (2) Vol. 12 Sect. 4 p. 15—19.

Haswell, W. A. (1907): Parasitic Euglenae. Zool. Anz. Bd. 31 p. 296—297.

Hinterberger, Alexander (1907): Geißeln bei vom Jahre 1894 bis 1907 in zugeschmolzenen Epronvetten aufbewahrten Kulturen. Wien. klin. Wochenschrift Jahrg. 20 p. 634—635. [Erhaltung der Geißeln und der Fortpflanzungsfähigkeit.]

Hirsch, Rahel (1907): Über die Schlafkrankheit. Med. Klin. Jahrg. 3 p. 490—492 [Übersichtsreferat].

Keysselitz, G. (1906): Generations- und Wirtswechsel von Trypanoplasma borreli Laveran et Mesnil. Arch. Protistenkunde Bd. 7 p. 1—74 162 Fig. [Längsteilung im Fischblut, Copulation im Darm der Fischegel.]

— (1907): Über die undulierende Membran bei Trypanosomen und Spirochäten. Arch. Protistenkunde Bd. 10 p. 127—138 1 Taf. [„Peritriche Begeißelung" bei Spirochäten ist nicht Normalzustand, sondern Folge einer Maceration des aus zahlreichen einzelnen Fibrillen bestehenden Randfadens.]

Koch, Rob. (1906): Über den bisherigen Verlauf der deutschen Expedition zur Erforschung der Schlafkrankheit in Ostafrika. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 32 Sonderheil. p. I—VIII.

— (1907): Bericht über die Tätigkeit der deutschen Expedition zur Erforschung der Schlafkrankheit bis zum 25. November 1906. Deutsch. med. Wochenschrift Jahrg. 33 p. 49—51.

Kudicke, R. (1906): Ein Beitrag zur Kenntnis der menschlichen Trypanosomakrankheit. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 41 p. 72—74 1 Taf. 1 Fig.

— (1908): Zur Ätiologie der Schlafkrankheit. Vorläufige Mitteilung. Arch. Schiffs-Tropenhyg. Bd. 12 p. 37—40. [Übertragung durch Zeugungsakt wahrscheinlich (Glossinen im betr. Gebiet nicht nachweisbar).]

Küster (1907): Über die Trypanosomen als Krankheitserreger. Ber. nat. Ges. Freiburg i. Br. Bd. 15 p. VI.

Külz (1907): Vorläufige Mitteilung über Atoxylbehandlung bei Pferdesurrah. Arch. Schiffs-Tropenhyg. Bd. 11 p. 720.

Kunstler, J. et Ch. Gineste (1907): Giardia alata (nov. spec.). C. R. Acad. Sc. Paris T. 144 p. 441—443 1 fig.

— (1907): Magastoma, Lamblia, ou Giardia? Bull. Soc. zool. France T. 32 p. 28—32 1 fig.

Lauterborn, R. (1905): Die Ergebnisse einer biologischen Probeuntersuchung des Rheins. Arb. k. Gesundheitsamt Bd. 22 p. 630—652 1 Taf. [Flagellata und Ciliata].

Laveran, A. (1906): Trypanosomiases du Haut-Niger; un nouveau trypanosome pathogène. C. R. Acad. Sc. Paris T. 143 p. 94—97. [Trypanosoma cazalboui n. sp.]

Laveran, A. (1907): Sur les Trypanosomiases du Haut-Niger. Ann. Inst. Pasteur T. 21 p. 321—356 7 figs. [Trypanosoma cazalboui (agent de la Sonma), Tr. Pecdudi (ag. d. Baleri), Tr. soudanense (peut-être nouvelle espèce).]

— (1907): Nouvelle contribution à l'étude des trypanosomiases du Haut-Niger. C. R. Acad. Sc. Paris T. 144 p. 243—247. [Tr. pecaudi u. sp.]

— (1907): Nouvelle contribution à l'étude des trypanosomiases du Haut-Niger. C. R. Acad. Sc. Paris T. 145 p. 293—295.

— et F. Mesnil (1906): Identification des Trypanosomes pathogènes. Essais de sérodiagnostic. C. R. Acad. Sc. Paris T. 142 p. 1482—1487.

— et A. Thiroux (1907): Au sujet du rôle de la rate dans les trypanosomiases. C. R. Acad. Sc. Paris T. 145 p. 295—297. [Aucune propriété de détruire les parasites. (Crises trypanolitiques chez des animaux dératés comme chez les normaux).]

— — (1907): Sur le rôle de la rate dans les trypanosomiases. C. R. Acad. Sc. Paris T. 145 p. 14—18. [Aucunes propriétés trypanolytiques.]

— — (1907): Sur le rôle de la rate dans les trypanosomiases. Ann. Inst. Pasteur T. 21 p. 593—612 7 figs. [Aucune action trypanolytique.]

Digitized by Google

Laveran, A. et A. Thiroux (1907): Contribution à la thérapeutique des trypanosomiases. C. R. Acad. Sc. Paris T. 145 p. 739—742. [Association de trisulfure arsenic et atoxyl.]

— — (1907): L'emploi de l'acide arsénieux est-il préventif des trypanosomiases? C. R. Acad. Sc. Paris T. 145 p. 561—564. [Seulement à doses suivies d'accidents d'intoxication. (Cobaye).]

— — (1908): Recherches sur le traitement des trypanosomiases. Ann. Inst. Pasteur Vol. 22 p. 97—131.

Lemmermann, E. (1907): Protophyten-Plancton von Ceylon. Sammelausbeute von A. Borgert 1904—1905. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 25 p. 263—268 6 Fig. [1 n. var. in Dinobryon.]

v. Lendenfeld, R. (1907): Woodcock's zusammenfassender Hämoflagellatenbericht. Biol. Centralbl. Bd. 27 p. 385—392.

Levander, K. M. (1906): Notiz über das Winterplankton in drei Seen bei Kuopio. Meddel. Soc. Fanna Flora fennica Häft 32 p. 93—96 [Flagellata und Ciliata].

— (1905): Über das Winterplankton in zwei Binnenseen Süd-Finlands. Acta Soc. Fanna fennica Bd. 27 No. 1 14 pp. [Flagellata und Ciliata.]

— cf. sub Ciliata.

Löffler, F. und K. Rühs (1907/08): Die Heilung der experimentellen Nagana (Tsetsekrankheit). Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 1361—1366; Jahrg. 34 p. 5—8. [Arsenige Säure: Direkte vernichtende Wirkung auf Trypanosomen.]

Martin, Gustave (1906): Du rôle important du Trypanosoma dimorphon dans les épizooties de la Guinée française. C. R. Soc. Biol. Paris T. 61 p. 107—109.

— (1907): Les Trypanosomiases animales de la Guinée française. Ann. Inst. Pasteur T. 21 p. 357—382 15 figs. — Appendice. Trypanosomiase des bœufs du Dahomey p. 382—383 2 figs. [Surtout Tr. dimorphon.]

Martin, Louis (1907): Maladie du Sommeil. Cinq nouveaux cas de Trypanosomiase chez les Blancs. Essais de traitement. Ann. Inst. Pasteur T. 21 p. 161—193 4 figs. [Trypanosomes disparaissent par l'action de l'atoxyl. Rechutes sont fréquentes.]

Massaglia, A. (1907): Rôle de la rate dans les trypanosomiases. (Ac. Sc.) Semaine méd. Ann. 27 p. 492. [Aucun rôle trypanolytique.]

— (1907): Des causes des crises trypanolytiques et des rechutes qui les suivent. C. R. Acad. Sc. Paris T. 145 p. 687—689. [Crises dues à formation d'anticorps. Rechutes dues à parasites échappés à destruction. (Tryp. Evansi. Cobaye).]

— (1907): Au sujet du rôle de la rate dans les trypanosomiases. C. R. Acad. Sc. Paris T. 145 p. 572—575. [Rate sans propriété trypanolytique spéciale.]

Massey, A. Yale (1907): Sleeping Sickness on the Lualaba River, Central-Afrika. Lancet. Vol. 172 p. 908.

Mast, S. O. (1907): Light Reactions in Lower Organismus. II. Volvox Globator. Journ. comp. Neurol. Vol. 17 p. 99—180 15 figs.

Mathis, C.: cf. sub Mikroskopische Technik.

Mayer, Martin: cf. sub Spirochäten.

de Megalhães, A. (1906): Sur le traitement des rats infectés par le Trypanosoma gambiense au moyen de l'acide arsénieux et du trypanrot. Arch. Inst. bater. Camara Pestana Lisbonne T. 1 p. 171—176.

Mense (1907): Temperaturkurven zu der Arbeit von A. Broden und J. Rodhain: Traitement de la Trypanosomiase humaine. Arch. Schiffs-Tropenhyg. Bd. 11 p. 336—337 2 fig. [ibid. p. 73—79.]

Mesnil, F. et M. Nicolle (1906): Traitement des trypanosomiases par les „couleurs de benzidine". Seconde partie-étude expérimentale. Ann. Inst. Pasteur T. 20 p. 513—538.

— — (1907): Traitement des infections expérimentales à Trypanosoma gambiense. Ann. Inst. Pasteur T. 21 p. 946—949.

Mesnil, F., et J. Rouget (1906): Sensibilité des ruminants et des singes au trypanosome de la Dourine. Ann. Inst. Pasteur T. 20 p. 669—697 2 figs.

Mezincesco, D. (1908): Les Trypanosomes des monstiques et leurs relations avec les Haemoproteus des oiseaux. (Réunion biol. Bucarest.) C. R. Soc. Biol. Paris T. 64 p. 975—976.

Minchin, E. A. (1907): Discussion on the Hemoflagellates. (Brit. med. Ass.) Med. Rec. New York Vol. 72 p. 584—586. [Life cycle of hypothetical ancestor of haemoflagellates probably simular to that of Herpetomonas muscae domesticae.]

— (1907): On the Occurrence of Encystation in Trypanosoma grayi Novy, with Remarks on the Method of Infection in Trypanosomes generally. Proc. R. Soc. London Vol. 79 p. 35—40 8 figs.

— (1908): Investigations on the Development of Trypanosomes in Tsetse-Flies and other Diptera. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 52 p. 159—260 6 pls. 2 figs.

Moore, J. E. Salvin and Anton Breinl (1908): The Life-History of Trypanosoma equiperdum. Proc. R. Soc. London Vol. 80 B p. 288—298 2 pls. 3 figs.

Mott, F. W. (1906): Changes in the Nervous System Produced in Chronic Trypanosome Infections. (Brit. med. Ass.) Brit. med. Journ. 1906 Vol. 2 p. 1772—1777 8 figs.

Mott, F. W. and Helen G. Stewart (1907): Some Further Observations on the Cell Changes in Dourine and Sleeping Sickness. (Brit. med. Ass.) Lancet. Vol. 173 p. 707—708.

Mühlens, P. (1907): Die Schlafkrankheit und ihre Behandlung. (Sammelreferat.) Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Ref. Bd. 40 p. 481—499.

Müller, Robert (1907): Über die Versuche zur Behandlung der Trypanosomenkrankheiten mit Farbstoffen und deren allgemeine theoretische Bedeutung für die medikamentöse Therapie. Med. Klin. Jahrg. 3 p. 1173—1176.

Nicolle, M. (1907): Über die Behandlung der Trypanosomiasen mittels Benzidinfarbstoffen. Pharmac. Centralhalle Jahrg. 48 p. 461—464. [Nach Untersuchungen von Ehrlich u. Shiga empfiehlt sich Gebrauch von Atoxyl, Anilinmetaarsenid bei Trypanosomiase des Menschen.]

Nicolle, M. and F. Mesnil (1906): Treatment of Trypanosomiasis by the „Colours of Benzidine". (Brit. med. Ass.) Brit. med. Journ. 1906 Vol. 2 p. 1777—1779.

Novy, Frederick G. (1906): The Trypanosomes of Tsetse Flies. Journ. infect. Disease Vol. 3 p. 394—411 3 pls. [T. grayi n. sp.]

— (1907): Immunity against Trypanosomes. (Amer. Ass. Adv. Sc.) Science N. S. Vol. 25 p. 699—700.

Pécaud (1906): La Soumaya, Trypanosomiase du Moyen-Niger. C. R. Soc. Biol. Paris T. 60 p. 58—59.

Perrin, W. S. (1906): Researches Upon the Life-History of Trypanosoma balbianii (Certes). Arch. Protistenk. Bd. 7 p. 131—156 2 Taf. 26 Fig. [Longitudinal division within crystalline style, production of gametes and conjugation in the gut of oyster (when crystalline melts).]

Plimmer, H. G. (1907): Further Observations on the Effects Produced on Rats by the Trypanosomata of Gambia Fever and of Sleeping Sickness. Proc. R. Soc. London Vol. 79 B p. 95—102 1 pl.

Plimmer, H. G. and J. D. Thomson (1908): Further Results of the Experimental Treatment of Trypanosomiasis in Rats; being a Progress Report of a Committee of the Royal Society. Proc. R. Soc. Vol. 80 B p. 1—12 1 pl.

— — (1908): Weitere Ergebnisse von Versuchen, Trypanosomiasis bei Ratten zu behandeln. Fortsetzung des Berichtes eines Komitees der Royal Society. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Ref. Bd. 41 p. 362—371.

Powers, J. H. (1907): New Forms of Volvox. (Stud. zool. Lab. Univ. Nebraska No. 75.) Trans. Amer. micr. Soc. Vol. 27 p. 123—150 4 pls.

Pricolo, Antoine (1906): Le trypanosome de la souris. Cycle de développement des trypanosomes chez le foetus. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 42 p. 231—235 1 fig.

Rennes (1907): Sur les rapports du mal de la Zousfana avec le Nagana et le Surra. Rec. Méd. vétér. Paris T. 84 p. 298—299.

Robertson, Muriel (1907): Studies on a Trypanosome Found in the Alimentary Canal of Pontobdella muricata. Proc. R. phys. Soc. Edinburgh Vol. 17 p. 83—108 4 pls.

Robert, A. et G. Vallet (1906): Sur l'infection expérimentale par le Trypanosoma brucei. Destruction du parasite dans la rate. C. R. Acad. Sc. Paris T. 142 p. 1229—1231. [Trypanolyse probablement extracellulaire.]

— — (1906): Nagana expérimental. Sur les variations du nombre des trypanosomes dans le sang du chien. Trypanolyse intravasculaire et pouvoir trypanolytique du sérum. C. R. Acad. Sc. Paris T. 143 p. 327—328.

— — (1906): Trypanosoma brucei et Nagana expérimental. C. R. Soc. Biol. Paris T. 61 p. 186—189.

— — (1907): Sur le rôle destructeur de la rate à l'égard des trypanosomes. C. R. Acad. Sc. Paris T. 145 p. 281—283. [Destruction des parasites (Trypanosoma Brucei) résultant surtout d'une trypanolyse extra-cellulaire. (Présence de débris de trypanos. dans le parenchyme spléniqne).]

— — (1907): Sur la propriété trypanolytique du sérum dans le nagana expérimental. C. R. Acad Sc. Paris T. 145 p. 1225—1227.

Ronhain, J. (1907): Note sur quelques trypanosomes de grenouilles et de poissons dans l'Ubangi. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 45 p. 129—133 8 figs.

— (1907): Trypanosomiases humaines et animales dans l'Ubangi. Arch. Schiffs-Tropenhyg. Bd. 11 p. 283—297 8 figs.

Ross, Ronald and J. E. S. Moore (1907): Note on the Nucleus of Trypanosomes. Brit. med. Journ. 1907 Vol. 1 p. 138.

Roubaud, E. (1907): Transmission de Trypanosoma dimorphon par Glossina palpalis R. Desv. (Note préliminaire.) Ann. Inst. Pasteur T. 21 p. 466—467.

Roux, Gabriel et Léon Lacomme (1906): Disparition momentanée des trypanosomes du Nagana chez des chiens infectés. C. R. Acad. Sc. Paris T. 143 p. 135—137.

Salvin-Moore, J. E., and Anton Breinl (1907): Note on the Life-Cycle of the Parasite of Sleeping Sickness. Lancet Vol. 172 p. 1219—1220 3 figs. [Life cycle complete within body of one animal. Union of macro- and micronuclei corresponding to a sexnal act. Contagion only hy mechanical transference of blood.]

Sassi, Moriz (1907): Einiges über Flagellaten. Mitteil. nat. Ver. Univ. Wien. Jahrg. 5 p. 113—116, 117—123 1 Taf. [Vorkommen des Volutins („rote Körnchen" Bütschli's). Chromatophoren. Paramylumkörner. Geißeln.]

Schein, H. (1907): Contribution à l'étnde dn Snrra d'Indo-Chine. Ann. Inst. Pasteur T. 21 p. 739—752.

—: cf. snh Haemosporiida.

Schilling, S. Claus (1907): Über Schlafkrankheit. Therapeut. Monatsh. Jahrg. 21 p. 57—60. (Symptome, Therapie, Sektionsbefnnd.)

Schouteden, H. (1907): Notes sur qnelqnes Flagellés. Arch. Protistenk. Bd. 9 p. 108—136 11 Fig. [2 nn. spp. in: Clantriavia, Errera n. g.]

Sergent, Edmond et Etienne Sergent (1906): Etndes sur les trypanosomiases de Berhérie en 1905. Ann. Inst. Pasteur T. 20 p. 665—681.

Sergent, Edmond: cf. snh Haemosporiida.

Siebert, W.: cf. snh Spirochäten.

Smith, Bertram G. (1907): Volvox for Laboratory Use. Amer. Natural. Vol. 41 p. 31—34.

Spielmeyer, W. (1907): Schlafkrankheit nnd progressive Paralyse. München. med. Wochenschr. Jahrg. 54 p. 1065—1068. [Nahe Beziehungen zwischen den Erregern sowie den dnrch sie erzengten anatomischen Veränderungen nnd ihren klinischen Krankheitsänßernngen.]

— (1907): Schlafkrankheit nnd progressive Paralyse. (Jahresvers. deutsch. Ver. Psychiatr. Frankfurt a. M.) Monatsschr. Psychiatr. Nenrol. Bd. 22 p. 184. [Beziehnngen zwischen heiden Krankheiten hestätigt Verwandtschaft der Erreger (Schaudinn). Tabesartige Veränderungen durch Trypanosomeninjektion erzielt (Hund).]

— (1907): Die Optikusdegeneration bei der Trypanosomen-(Tsetse-)Tahes der Hunde. Klin. Monatshl. Angenheilk. Bd. 3 p. 545—551 1 Taf. [Parallelen zwischen Trypanosomiasis nnd Nachkrankheiten der Syphilis.]

Stargardt (1907): Über Protozoen im Ange. (33. Vers. ophthalm. Ges. Heidelberg.) Centralhl. prakt. Augenheilk. Jahrg. 31 p. 301. [Ange als Eingangspforte für Trypanosomen. (Meerschwein, Kaninchen, Maus.)]

Stebbins, James H. (1907): On the Occnrrence of Trypanosomes in the Blood of Rana clamata. Trans. Amer. micr. Soc. Vol. 27 p. 25—30 1 pl.

Stock (1907): Über experimentelle Veränderungen der Angen dnrch Trypanosomen. (34. Vers. deutsch. ophthalm. Ges. Heidelberg.) Klin. Monatsbl. Angenheilk. Bd. 45 p. 324. — Arch. Augenheilk. Bd. 58 p. 237. — Zeitschr. Angenheilk. Bd. 18 p. 265. [Keratitis parenchymatosa hei Kaninchen.]

Suworow, E. K. (1908): Znr Benrteilnng der Lebenserscheinungen in gesättigten Salzseen. Zool. Anz. Bd. 32 p. 674—677. [Rotfärhung, hervorgernfen dnrch Monas dnnalii.]

Swingle, Leroy D. (1907): Some Stndies on Trypanosoma lewisi. (Stnd. zool. Lah. Univ. Nebraska No. 74.) Trans. Amer. micr. Soc. Vol. 27 p. 111—122 1 pl.

Thiroux, A. et Teppaz (1907): Les trypanosomiases animales au Sénégal. Ann. Inst. Pasteur T. 21 p. 211—223 1 pl. 4 figs. [Flenve Sénégal est limite

entre trypanosomiases du nord à Tabanides ou Stomoxys, et trypanosomiases du sud à Tsétsé.]

Trautmann, R. (1907): Etude expérimentale sur l'association du Spirille de la Tick-fever et de divers Trypanosomes. Ann. Inst. Pasteur. T. 21 p. 808—824. [Infection mixte à Spirilles et Trypanosomes.]

Trentlein: cf. sub Haemosporiida.

Ucke, A. (1907): Trichomonaden und Megastomen im Menschendarm. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 45 p. 231—233 6 figs.

Uhlenhuth, P., Hübener und Woithe (1907): Experimentelle Untersuchungen über Dourine mit besonderer Berücksichtigung der Atoxylbehandlung. Arb. Gesundheitsamt Berlin Bd. 27 p. 256—300 4 Taf. 6 Fig.

Vlès, Fred. (1906): Sur la structure et les affinités de Trypanosoma Balbianii. C. R. Soc. Biol. Paris T. 61 p. 408—410 6 figs.

Vrÿburg, A. (1907): Quelques observations sur le surra. Rec. Méd. vétér. Paris T. 84 p. 293—297.

Ward, Henry B. (1906): Filariasis and Trypanosome Diseases. (Amer. Ass. Adv. Sc.) Science N. S. Vol. 23 p. 370—371.

Wendelstadt (1907): Behandlung und einige Entwicklungsformen der Nagana-Trypanosomen. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 1280.

— (1908): Über Behandlung und einige Entwicklungsformen der Nagana-Trypanosomen. Sitz.-Ber. naturhist. Ver. preuß. Rheinl.-Westfalen 1907 p. 13—16. [Durch Atoxyl bewirkte Immunität hält nicht dauernd an. — Entwicklungsformen in Blut und Milz der Ratte.]

Yakimoff, W. L. (1907): Über Trypanosoma lewisi und seine Verbreitung in St. Petersburg. Infektionskrankh. parasit. Krankh. Hyg. Haustiere Bd. 2 p. 341—352.

Yakimoff, W. L. und Nadeshda Schiller (1907): Zur Trypanosomeninfektion durch die Schleimhaut des Verdauungstraktes. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 43 p. 694—702. [Infektion mit Trypanosomen durch Schleimhaut des Verdauungskanals bei Ratte, Hund, Kaninchen, Meerschweinchen.]

II. Subkl.: *Choanoflagellata.*

Ehrlich, Richard (1908): Ein Beitrag zur Frage von der Membran der Choanoflagellaten. Biol. Centralbl. Bd. 28 p. 117—120 1 Fig. [Auftreten und Verschwinden der „Empfangsvakuolen" bei Codosiga zu erklären als eine in absteigendem Verlauf sich abhebende und wiederanlegende Spiralmembran.]

III. Subkl.: *Cystoflagellata.*

IV. Subkl.: *Dinoflagellata.*

Chatton, Edouard (1906): Les Blastodinides, ordre nouveau de Dinoflagellés parasites. C. R. Acad. Sc. Paris T. 143 p. 981—983, 5 figs. [Blastodinium n. g. pruvoti n. sp.]

— (1907): Nouvel aperçu sur les Blastodinides (Apodininm mycetoides n. g., n. sp.) C. R. Acad. Sc. Paris T. 144 p. 282—285 8 figs.

Dogiel, V. (1906): Beiträge zur Kenntnis der Peridineen. Mitth. zool. Stat. Neapel Bd. 18 p. 1—45 2 Taf. [5 nn. spp. in: Gymnodium 4 (1 n. var.), Pochetia.]

Kofoid, Charles Atwood (1906): Dinoflagellata of the San Diego Region, II. On Triposolenia, a New Genus of the Dinophysidae. Univ. California Publ. Zool. Vol. 3 p. 93—116, 3 pls. [5 nn. spp. in: Triposolenia (n. g. pro Amphisolenia part.).]

— (1906): A Discussion of Species Characters in Triposolenia. I. — The Nature of Species Characters. II. — The Adaptive Significance of Species Characters. III. — The Coincident Distribution of Related Species. Univ. California Publ. Zool. Vol. 3 p. 117—126.

— (1906): On the Significance of the Asymmetry in Triposolenia. Univ. California Publ. Zool. Vol. 3 p. 127—133 2 figs.

— (1907): The Structure and Systematic Position of Polykrikos Bütsch. Zool. Anz. Bd. 31 p. 291—293 1 fig.

— (1907): Dinoflagellata of the San Diego Region, III. Descriptions of New Species. Univ. California Publ. Zool. Vol. 3 p. 299—340 12 pls. [19 nn. spp. in: Amphidinium, Heterocapsa, Ceratium 8 (2 nn. subspp.), Gonyaulax, Peridinium 4, Amphidoma, Dinophysis 2, Amphisolenia.]

— (1907): On Ceratium engrammum and its Related Species. Zool. Anz. Bd. 32 p. 25—28 4 figs.

— (1907): The Plates of Ceratium with a Note on the Unity of the Genus. Zool. Anz. Bd. 32 p. 177—183 8 figs.

— (1908): Exuviation, Autotomy and Regeneration in Ceratium. Univ. California Publ. Zool. Vol. 4 p. 345—386 33 figs. [Autotomy and regeneration of the horns. Exuviation as adaptation to changed flotation conditions.]

— (1908): Contributions from the Laboratory of the Marine Biological Association of San Diego. XXII. Notes on Some Obscure Species of Ceratium. Univ. California Publ. Zool. Vol. 4 p. 387—393. [C. lamellicorne n. nom. pro C. dilatatum Karsten non Gourret.]

Küster, Ernst (1908): Eine kultivierbare Peridinee. Arch. Protistenkunde Bd. 11 p. 351—362 4 Fig.

Largaiolli, Vittorio (1907): Glenodinium pulvisculus (Ehr.) Stein var. oculatum mihi und Atax intermedius Koen. var. lavaronensis mihi. Zool. Anz. Bd. 31 p. 306.

Merton, Hugo (1908): Über den Bau und die Fortpflanzung von Pleodorina illinoisensis Kofoid. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 90 p. 445—477 2 Taf. 2 Fig.

Okamura, K.: cf. sub Ciliata.

Paulsen, Ove (1907): The Peridiniales of the Danish Waters. Meddel. Komm. Havundersogelser Ser. Plankton Bd. 1 No. 5, 26 pp. 33 figs. [6 nn. spp. in: Peridinium 6, Ceratium.]

Plate, L. (1906): Pyrodinium bahamense n. g., n. sp. die Leucht-Peridinee des „Fenersees" von Nassau, Bahamas. Arch. Protistenkunde Bd. 7 p. 411—429 1 Taf. (Refer. v. W. Effenberger Nat. Wochenschr. Bd. 21 p. 71—72 3 figs.)

III. Kl.: *Sporozoa.*

Allgemeines.

Beattie, James M. (1906): Rhinosporidium kinealyi (Minchin): A Sporozoon of the Nasal Mucous Membrane. Brit. med. Journ. 1906 Vol. 2 p. 1575—1576.

Brasil, Louis (1906): Eleutheroschizon dnboscqi, sporozoaire nouvean, parasite de Scoloplos armiger O. F. Müller. Arch. Zool. expér. (4) T. 4 p. XVII—XXII 5 figs. [n. sp.]

Fantham, H. B. (1908): The Classification of the Haplosporidia. Rep. 77th. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. Leicester 1907 p. 553—554.

Tyzzer, E. E. (1907): A Sporozoan Found in the Peptic Glands of the Common Mouse. Proc. Soc. exper. Biol. Med. Vol. 5 p. 12—13. [n. sp. in: Cryptosporidinm (unclassified). Resembling gregarines in possession of organ of attachment and idiophilic grannles, — coccidia in lack of motion in adult and sexual dimorphism.]

Wright, Jonathan (1907): A Nasal Sporozoon (Rhinosporidium Kinealyi). New-York med. Jonrn. Vol. 86 p. 1149—1153, 3 figs.

1. Snbkl.: *Telosporidia.*

I. Ordn.: *Gregarinida.*

Brasil, Louis (1907): Recherches snr le cycle évolutif des Selenidiidae. Grégarines parasites d'Annélides polychètes. I. La schizogonie et la croissance des gamétocytes chez Selenidium caulleryi n. sp. Arch. Protistenknnde Bd. 8 p. 370—397, 1 Taf.

— (1908): La croissance de Doliocystis elongata (Ming.) dans l'intestin de Lumbriconereis impatiens Clap. C. R. Soc. Biol. Paris T. 64 p. 355—356.

— (1908): Le genre Doliocystis Léger. C. R. Acad. Sc. Paris T. 146 p. 425—427.

Brasil, L., et H. B. Fantham (1907): Snr l'existence chez les Sipnncnlides de Schizogrégarines appartenant à la famille des Selenidiidae. C. R. Acad. Sc. Paris T. 144 p. 518—520.

Cépède, C. (1907): Entretiens sur les Sporozoaires parasites des insectes. Fenille jeun. Natnral. (4) Ann. 37 p. 62—65, 85—90, 19 figs.

Comes, Salvatore (1907): Untersuchnngen über den Chromidialapparat der Gregarinen. Arch. Protistenkunde Bd. 10 p. 416—438 2 Taf. [Cytoplasmatischer Ursprung des Chromidialapparates (Folge aktiven Protoplasmametaholismus).]

Crawley, Howard (1907): The Polycystid Gregarines of the United States (Third Contribution). Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia Vol. 59 p. 220—228 1 pl. [5 nn. spp. in: Stenophora, Gregarina 2, Stephanophora, Geniorhynchus.]

Crowther, Maurice (1907): A Study of Some Gregarines with Especial Reference to Hirmocystis rigida n. sp. Univ. Stud. Nebraska Vol. 7 p. 149—174 1 pl. (Stnd. zool. Lab. Univ. Nebraska No. 77.)

Cunningham, J. T. (1907): On Kalpidorhynchns arenicolae a New Gregarine, Parasitic in Arenicola ecaudata. Arch. Protistenknnde Bd. 10 p. 199—213 2 Taf.

Dobell, C. C.: cf. sub Coccidiida.

Dogiel, V. (1906): Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. Arch. Protistenknnde Bd. 7 p. 106—130 1 Taf. [1. Cystohia chiridotae, n. sp. Wachstnmsperiode innerhalb Blutgefäße, Fortpflanzungsperiode in Leibeshöhle von Chiridota. (Erste Entwicklnng wahrscheinlich im Darm der Holothnrie.) 2. Hyalosphaera gregarinicola n. g. u. sp. in Coelomformen v. Cystohia.]

— (1907): Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. II. Schizocystis sipnncnli nov. sp. Arch. Protistenkunde Bd. 8 p. 203—215 1 Taf.

Drzewiecki, Ws. (1907): Über vegetative Vorgänge im Kern und Plasma der Gregarinen. II. Stomatophora coronata nov. gen. (Monocystis coronata Hesse). Arch. Protistenk. Bd. 10 p. 214—246 2 Taf. 3 Fig. [Vorhandensein einer Mundöffnung.]

Gomess, A. and F. Bilderbeck (1907): Ascaris Lumbricoides and Pernicions Anaemia: Gregarinosis in Man. Lancet Vol. 172 p. 51. [Infection by infected Ascaris.]

Hall, Maurice Crowther (1907): A Study of Some Gregarines with Especial Reference to Hirmocystis rigida n. sp. Univ. Stud. Nebraska Vol. 7 p. 149—174 2 pls.

Kuschakewitsch, Sergius (1907): Beobachtungen über vegetative, degenerative und germinative Vorgänge bei den Gregarinen des Mehlwurmdarms. Arch. Protistenkunde Snppl. 1 p. 202—249 4 Taf. 12 Fig. [U. a. Auffassung des „Restkörpers" als somatisches Chromatin, mit einem Mutterorganismus vergleichbar (Sorge für Ausbildung der Sporodukte etc.).]

Léger, Louis (1907): Les Schizogrégarines des Trachéates. I. Le genre Opbryocystis. Arcb. Protistenkunde Bd. 8 p. 159—202 4 Taf. 13 Fig. [Morphologie et évolution. — Description des espèces connues.]

Léger, L. et O. Duboscq (1907): L'évolution des Frenzelina (n. g.) grégarines intestinales des crustacées décapodes. Ann. Univ. Grenoble T. 19 p. 711—713 [pro Gregarina part. 2 nn. spp.].

— (1907): L'évolution des Frenzelina (n. g.), Grégarines intestinales des Crustacés décapodes. C. R. Acad. Sc. Paris T. 145 p. 773—774 [n. g. pro Gregarina part.].

— (1907): L'évolution nucléaire du schizonte de l'aggregata Eberthi. Ann. Univ. Grenoble T. 19 p. 707—710. [Reconstitution d'un nouveau noyau aux dépens d'une partie du premier (area centrale avec spirème), tandis que karyoplasme résidnel devient cytoplasme germinatif.]

— (1907): L'évolution nucléaire du schizonte de l'Aggregata Eberthi. C. R. Acad. Sc. Paris T. 144 p. 990—992.

Moroff, Theodor (1906): Bemerkungen über den Kern der Aggregata Frenzel. Zool. Anz. Bd. 31 p. 72—78. [A. spinosa n. sp.]

— (1908): Die bei den Cepbalopoden vorkommenden Aggregataarten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkerns. Arcb. Protistenkunde Bd. 11 p. 1—224 11 Taf. 74 Fig. [13 nn. spp. in Aggregata.]

Schellack, C. (1907): Entwicklung und Fortpflanzung von Ecbinomera hispida (A. Schn.). Zool. Anz. Bd. 31 p. 283—290.

— (1907): Über die Entwicklung und Fortpflanzung von Echinomera hispida (A. Schn.). Arcb. Protistenkunde Bd. 9 p. 297—345 3 Taf. 3 Fig.

— (1908): Über die solitäre Encystierung bei Gregarinen. Zool. Anz. Bd. 32 p. 597—609.

II. Ordn.: *Coccidiida.*

Dobell, C. C. (1907): Observations on tbe Life-History of Adelea ovata, Aimé Schneider, witb a Note on a New Gregarine from the Gut of Litbobius forficatus. Proc. R. Soc. London Vol. 79 p. 155—163 2 pls.

Dogiel, V.: cf. snb Gregarinida.

Gomess, A.: cf. snb Gregarinida.

Kunze, Wilhelm (1907): Über Orcheobius herpobdellae Schubrro et Kunze, ein Coccidium aus Herpobdella atomaria Car. (Nephelis vulgaris Moq.-Tand.). Arch. Protistenkunde Bd. 9 p. 382—429, 3 Taf. 14 Fig.

Moroff, Theodor (1907): Untersuchungen über Coccidien. 1. Adelea zonula nov. sp. Arch. Protistenkunde Bd. 8 p. 17—51 1 Taf. 24 Fig. [Entwickungszyklus im Fettkörper von Blaps mortisage. (Bemerkungen über die im selben Wirt gefundene Gregarine Stylorhynchus longicollis F. St.).]

Moroff, Th., und J. Fiehiger (1905): Über Eimeria subepithelialis n. sp. Arch. Protistenkunde Bd. 6 p. 166—174 1 Taf.

Siedlecki, M. (1907): Über die Struktur und die Lebensgeschichte von Caryotropha mesnilii. Bull. internat. Acad. Sc. Cracovie 1907 p. 453—497 3 Taf. 3 Fig. [Zeugungskreis des in den männlichen Geschlechtszellen (Spermatogonien und Spermatocyten) von Polyminia lebenden Parasiten.]

Siltala, A. J. (1906): Zur Kenntnis der Parasiten der Trichopteren. I. Beobachtungen über Parasiten der Trichopteren. Zeitschr. wiss. Insektenbiol. Bd. 2 p. 382—385 1 Fig. — II. Über Hemiteles biannulatus Grav., ein neuer Trichopterenschmarotzer von J. C. Nielsen. Zeitschr. wiss. Insektenbiol. Bd. 2 p. 385—386 3 Fig.

III. Ordn.: *Haemosporidiida.*

(Hier die Literatur über Malaria, Piroplasmose und ähnliche Krankheiten.)

Balfour, Andrew (1907): A Spirillosis and a Haematozoal Disease of Domestic Fowls in the Anglo-Egyptian Sondan. Prel. Note. Brit. med. Journ. 1907 Vol. 1 p. 744—745.

— (1907): A Peculiar Blood Condition, Probably Parasitic, in Sondanese Fowls. (Brit. med. Ass.) Lancet Vol. 173 p. 708. [Haematozoa. New class or identical with piroplasm of bird?]

Benoer, Heinrich (1907): Zur Prophylaxe der Malaria. Therapeut. Monatsh. Jahrg. 21 p. 135—138.

Billet, A. (1906): Diagnose différentielle des formes annulaires des hématozoaires du paludisme. C. R. Soc. Biol. Paris T. 61 p. 754—756.

von dem Borne, C. W. K. (1907): Über jugendliche und ältere Formen der Tropicagameten. Arch. Schiffs-Tropenhyg. Bd. 11 p. 107—114. [Umwandlung der Schizonten in Gameten.]

Braddock, Charles S. (1907): Some Notes on Malarial Fever as Seen in the Jungle. New York med. Journ. Vol. 86 p. 309—311.

Brault, J. (1907): Distribution géographique des piroplasmoses on babésioses. Piroplasmoses humaines. Piroplasmose cutanée. — Bonton des pays chauds. Rev. scient. (5) T. 8 p. 497—501 2 figs.

Cardamatis, J., und L. Diamesis (1906): Die letzte Malariaepidemie in Attika und Böotien. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 42 p. 527—532, 1 Taf.

Christophers, S. R. (1906): Leucocytozoon canis. Scient. Mem. Offic. Med. Sanit. Dept. Govern. India N. S. No. 26, 16 pp., 1 pl.

— (1907): Development of Piroplasma canis in the Tick. (Brit. med. Ass.) Med. Rec. New York Vol. 72 p. 586—587. — Brit. med. Journ. 1907 Vol. 1 p. 76—78. Lancet Vol. 173 p. 703. [Rhipicephalus sanguineus.]

— (1907): Piroplasma canis and its Life Cycle in the Tick. Scient. Mem. Governm. India N S. No. 29, 77 pp. 3 pls. 4 figs.

Christophers, S. R. (1907): The Sexual Cycle of Leucocytozoon canis in the Tick. Scient. Mem. Offic. Med. Sanit. Dept. Govern. India N. S. No. 28, 11 pp. 1 pl.

Denier (1907): Sur un Piroplasme du Cervus aristotelis de l'Annam. Ann. Inst. Pasteur T. 21 p. 657—658 1 pl.

Ducloux, E. (1908): Sur un protozoaire dans la lymphangite épizootique du mulet en Tunisie. C. R. Soc. Biol. Paris T. 64 p. 593—595. [Leucocytozoon n. g. piroplasmoïdes n. sp.]

Fantham, H. B. (1907): On the Chromatin Masses of Piroplasma bigeminum (Babesia bovis), the Parasite of Texas Cattle-Fever. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 51 p. 297—324 1 pl. 44 figs.

de Felice, Tito (1907): Contributo alla cura della Piroplasmosi nei bovini. Boll. Soc. zool. ital. (2) Vol. 8 p. 19—28.

Fischer (1907): Beobachtungen über Chininprophylaxe bei Malaria. Arch. Schiffs-Tropenhyg. Bd. 11 p. 548—551.

Galliard (1908): Un cas de paludisme pernicieux d'origine congolaise. (Soc. méd. Hôpitaux) Semaine méd. Ann. 28 p. 130—131.

Gillot, V. (1907): De la persistante vitalité de l'hématozoaire de Laveran dans le cadavre humain. C. R. Ass. franç. Sc. Sess. 35 p. 228. [Plus de 24 h.]

Glogner (1907): Über die Ursache und Bekämpfung der Malaria. 84. Jahresber. Schles. Ges. vaterl. Cultur med. Sect. p. 116—118. Diskuss. p. 118—120.

Gonder, Richard (1906): Achromaticus vesperuginis (Dionisi). Arb. k. Gesundheitsamt Bd. 24 p. 220—226 1 Taf.

— (1907): Atoxylversuche bei der Piroplasmose der Hunde. Arb.-Gesundh.-Amt Berlin Bd. 27 p. 301—309.

Halberstädter, Ludwig, und S. von Prowazek (1907): Untersuchungen über die Malariaparasiten der Affen. Arb. k. Gesundheitsamt Bd. 26 p. 37—42 1 Taf. [2 nn. spp. in: Plasmodium.]

Hutcheon, D. (1907): Biliary Fever in Dogs. Malignant Jaundice, or Canine Piroplasmosis. Agric. Journ. Cape Good Hope Vol. 30 p. 764—774.

Kinoshita, K. (1907): Untersuchungen über Babesia canis. Arch. Protistenkunde Bd. 8 p. 294—320 2 Taf.

Kleine, F. K. (1906): Kultivierungsversuch der Hundepiroplasmen. Zeitschr. Hyg. Infektionskrankh. Bd. 54 p. 10—16 2 Taf.

Koch, Robert (1906): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Piroplasmen. Zeitschr. Hyg. Infektionskrankh. Bd. 54 p. 1—9 3 Taf.

Lesage, J. (1908): Sur une hémogrégarine de Leptodactylus ocellatus. C. R. Soc. Biol. Paris T. 64 p. 995—996. [H. leptodactyli n. sp.]

McFarland, Joseph, (1906): The Life History of the Malarial Parasite. (Amer. Soc. trop. Med. Philadelphia.) New York med. Journ. Vol. 84 p. 1290.

Martini (1907): Über das Vorkommen eines Rinderpiroplasmas in der Provinz Petschili (China). Arch. Schiffs-Tropenhyg. Bd. 11 p. 507—511, 718—719 5 Fig.

Mayer, Martin (1907): Über Malaria beim Affen. Med. Klin. Jahrg. 3 p. 579—580. [Erstmalige Beobachtung der gesamten schizogenen Entwicklung eines Malariaparasiten beim Affen. Wahrscheinlich andere Art als bisher bekannte: Plasmodium kochi (Laveran), Wirt: Macacus cynomologus daher eventuell „Plasmodium cynomolgi".]

Miyajima, M. (1907): On the Cultivation of a Bovine Piroplasma: A Preliminary Communication. Philippine Journ. Sc. Vol. 2 p. 83—90, 3 pls.

Miyajima, M., und G. Shibayama (1906): Über das in Japan beobachtete Rinderpiroplasma. Zeitschr. Hyg. Infektionskrankh. Bd. 54 p. 189—200 1 Taf.

Neumann, R. O. (1907): Über die Weiterentwicklung der Vogelmalariaparasiten in der Stegomyia fasciata. (Naturw. med. Ver. Heidelberg.) Münchcn med. Wochenschr. Jahrg. 54 p. 2011. — Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 1976. Berichtigung ibid. p. 2072.

Nicolle, C., et C. Comte (1906): Sur une Hémogrégarine kariolysante de Mabuia vittata. C. R. Soc. Biol. Paris T. 61 p. 294—295 4 figs. [H. mabuiae n. sp.]

— — (1906): Sur une Hémogrégarine de Varanus griseus. C. R. Soc. Biol. Paris T. 61 p. 310—312 18 figs. [H. borreli n. sp.]

Patton, W. S. (1906): On a Parasite found in the White Corpuscles of the Blood of Palm Squirrels. Scient. Mem. Offic. Med. Sanit. Dept. Govern. India N. S. No. 24, 13 pp. 1 pl. [Leucocytozoon funambuli n. sp.]

Perrucci, Pietro (1907): Beobachtungen über die Malaria der Pferde (Piroplasmose). Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 44 p. 429—434. [Verschiedene Formen, resp. Entwicklungsstadien von Piroplasma equi in einem einzigen Blutpräparat. Übertragbarkeit der Piroplasmose nur durch Blut kranker Tiere. Inkubationszeit $5^1/_2$ - $6^1/_2$ Tg.]

Pezopoulos, N., et J. Cardamatis (1907): Du paludisme congénital. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt 1 Orig. Bd. 43 p. 181—187.

Plehn, A. (1907): Zur Frage der Arteinheit der Malariaparasiten. (Ver. inn Med. Berlin.) Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 1208—1210. Münchcn. med. Wochenschr. Jabrg. 54 p. 965. — Zentralbl. inn. Med. Jahrg. 28 p. 575. [Formen verschiedener Klimate sind Variationen einer einzigen Art.]

— (1907): Malaria und Chinin. Arch. Schiffs-Tropenhyg. Bd. 11 p. 763—782.

Popovici-Baznosanu, A. (1906): Sur l'hématozoaire de Testudo ibera (T. mauritanica, T. pusilla). C. R. Soc. Biol. Paris T. 60 p. 173—174.

— (1907): La forme mobile des Hémogrégarines des Chélonéens. Zool. Anz. Bd. 31 p. 620—624 7 figs.

v. Prowazek, S. (1907): Untersuchungen über Hämogregarinen. Arb. k. Gesundheitsamt Bd. 26 p. 32—36 1 Taf.

Reinhardt, L. (1906): Das ostafrikanische Küstenfieber der Rinder und die südafrikanische Pferdesterbe. Prometbeus Jahrg. 17 p. 39—41, 57—61.

Rose, A. (1908): Malaria in Greece. New York med. Journ. Vol. 87 p. 680—682.

Ruge, Reinhold (1907): Die Malariabekämpfung in den deutschen Kolonien und in der Kaiserlichen Marine seit dem Jabre 1901. Arch. Schiffs-Tropenhyg. Bd. 11 p. 705—718 1 Fig.

Sambon, L. W. (1907): Haemogregarines in Snakes. (Patholog. Soc. London.) Lancet Vol. 172 p. 1650. [10 new haemogregarines of as many species of snakes (H. pococki, sbattocki, refringens, mansoni, rarefaciens, cantliei, wardi, brendae, seligmanni, terzii).]

— (1907): Descriptions of five New Species of Haemogregarines from Snakes. Proc. zool. Soc. London 1907 p. 283—284.

Satterlee, G. R. (1908): A Case of Pernicious Malaria with Autopsy. New York med. Journ. Vol. 87 p. 671—674 8 figs. [Death caused by invasion of blood by parasite and possibly due to toxines evolved. Gametes to be seen just before death.]

Schein, H. (1907): Hématozoaires des Bovidés en Indo-Chine. Ann. Inst. Pasteur T. 21 p. 659—665 1 pl. 1 fig. [Piroplasmes et trypanosomes.]

Digitized by Google

Schröder, E. C. (1907): The Persistence of tbe Texas Fever Organism in tbe Blood of Sontbern Cattle. 22d ann. Rep. Bnr. Anim. Indnstry U. S. Dept. Agric. p. 71—78.

Seligmann, C. G., and Louis W. Sambon (1907): Preliminary Note on a Lencocytozoon found in tbe Blood of the red Gronse (Lagopns scoticus). Lancet Vol. 173 p. 829—830 3 figs. [Leucocytozoon lovati n. sp.]

Sergent, Edmond, et Etienne Sergent (1906). Sur le second hôte de l'Haemoprotens (Halteridinm) dn Pigeon. C. R. Soc. Biol. Paris T. 61 p. 494—496.

— — (1907): Etudes snr les Hématozoaires d'Oiseaux. Plasmodinm relictum, Lencocytozoon ziemauni et Haemoprotens noctnae, Haemoproteus columbae, Trypanosome de l'Hirondelle. Algérie 1906. Ann. Inst. Pasteur. T. 21 p. 251—280 2 Taf. 5 figs. [Plasmodium relictum: Infection successive de plusieurs oiseaux par mémes moustiques non réinfectés. Noninfection par moustiques issus de moustiqnes infectés. Hémosporidies des rapaces nocturnes. Haemoprotens columbae: Découverte du second hôte (Lynchia maura). Trypanosoma de l'Hirondelle, n. sp. in: Trypanosoma.]

Soulié, H., et G. Roig (1908): Snr nne piroplasmose bacilliforme observée snr les bovins des environs d'Alger. C. R. Acad. Sc. Paris T. 146 p. 148—150.

— — (1908): Piroplasmose bacilliforme bovine observée dans les environs d'Alger. C. R. Acad. Sc. Paris T. 146 p. 192—193. [3 formes cliniques.]

Stump, William (1907): Treatment of Malaria in the Vicinity of New York City. Med. Rec. New York Vol. 72 p. 103.

Thayer, A. E. (1907): Study of a Case of Yellow Fever. Med. Rec. New York Vol. 71 p. 45—49 2 figs. [Amoeba febris flavae n. sp.; with reserve.]

Thiroux, A. (1906): Des relations de la fièvre tropicale avec la quarte et la tierce, d'après des observations prises au Sénégal. Ann. Inst. Pasteur T. 20 p. 766—778, 869—873 2 figs.

— (1906): De l'unité de l'bématozoaire du palndisme. C. R. Acad. Sc. Paris T. 143 p. 615—617.

Treutlein (1906): Über Protozoen-Blutkrankbeiten bei Mensch und Tier in Indien nnd Dentsch-Ostafrika. Sitz.-Ber. phys.-med. Ges. Würzburg 1906 p. 13—14.

Vassal, J. J. (1907): Nonvelle contribution à l'étude de l'bématozoaire de l'Ecureuil [Haemamoeba vassali Lav.] Ann. Inst. Pasteur T. 21 p. 851—857 2 figs.

— (1907): Sur nn Hémocytozoaire d'nn Cheiroptère. Ann. Inst. Pasteur T. 21 p. 224—234 1 pl. [n. var. in: Plasmodium. Plasmodinm (Hæmamœba) melanipberum, variété monosoma répond à Polycbromophilns melanipherus, mais microgamétocytes portent nn seul corpuscule chromatique.]

Veazie, H. A. (1906): Aestivo-autnmnal Fever-Cause, Treatment and Destruction of Mosqnitoes whicb spread tbe Disease. Science N. S. Vol. 23 p. 407—415. — Proc. Amer. Ass. Adv. Sc. 55 Meet. p. 537—539.

Ziemann, Hans (1907): Prevention of Malaria in Uncultivated Districts (Brit. med. Ass.). Lancet Vol. 173 p. 388.

II. Subkl.: *Neosporidia.*

I. Ordn.: *Myxosporidia.*

(Incl. *Microsporidia.*)

Auerbach, M. (1906): Über Sporozoenkrankbeiten bei Fischen. Verb. nat. Ver. Karlsruhe Bd. 19 p. 25*—26*.

Auerbach, M. (1907): Ein neuer Myxobolus im Brachsen (Abramis brama L.). Zool. Anz. Bd. 31 p. 386—391 4 figs. [M. gigas n. sp.]

— (1907): Weitere Mitteilungen über Myxobolus aeglefini Auerb. Zool. Anz. Bd. 31 p. 115—119 5 Fig.

— (1907): Bemerkungen über Myxosporidien heimischer Süßwasserfische. Zool. Anz. Bd. 32 p. 456—465 7 Fig. [2 nn. spp. in: Chloromyxum, Myxidium.]

Awerinzew, S. (1907): Über Myxosporidien aus der Gallenblase der Fische. Zool. Anz. Bd. 31 p. 831—834. [Ceratomyxa ramosa n. sp.]

— (1907): Zur Kenntnis von Lymphocystis johnstonei Woodcock. Zool. Anz. Bd. 31 p. 881—884 5 Fig. [= Cysten von Henneguya johnstonei.]

Caullery, Maurice et Félix Mesnil (1905): Recherches sur les Haplosporidies. Arch. Zool. expér. (4) T. 4 p. 101—181 3 pls. 13 figs. [Scheviakovella n. g. pro Glugea schmeili.]

Cépède, Casimir (1908): La Myxosporidiose des Anguilles dans les eaux douces, saumâtres et salées du Boulonnais. Feuille jeun. Natural. (4) Ann. 38 p. 93—95 6 figs.

de Drouin de Bouville: cf. sub Ciliata.

Johnstone, Jas. (1907): On a Myxosporidian Infection of Gadus esmarkii. — With a Note on the Identification of the Parasite. By H. M. Woodcock, Rep. Lancashire Sea-Fish Lab. 1906 p. 204—208 1 pl. (Myxobolus esmarkii n. sp.] Trans. Liverpool biol. Soc. Vol. 21 p. 304—308 1 pl.

Joseph, H. (1907): Chloromyxum protei n. sp. Arch. Protistenk. Bd. 8 p. 398—412 2 Taf. 1 Fig. [Im Lumen der Nierenkanälchen des Grottenolms.]

Keysselitz, G. (1908): Die Entwicklung von Myxobolus pfeifferi Th. Arch. Protistenk. Bd. 11 p. 252—275 2 Taf. 7 Fig. [Erreger der Beulenkrankheit der Barben.]

— (1908): Die Entwicklung von Myxobolus pfeifferi Th. II. Teil. Arch. Protistenk. Bd. 11 p. 276—308 2 Taf. 7 Fig. [2 nn. spp. in: Myxobolus.]

King, Helen Dean (1907): Bertramia bufonis, a New Sporozoan Parasite of Bufo lentiginosus. Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia Vol. 59 p. 273—278 1 pl.

Léger, Louis (1906): Myxosporidies nouvelles parasites des poissons. Ann. Univ. Grenoble T. 18 p. 267—272 3 figs. [2 nn. spp. in: Chloromyxum.]

Léger, Louis et Edmond Hesse (1906): Sur la structure de la paroi sporale des Myxosporidies. Ann. Univ. Grenoble T. 18 p. 263—266 8 figs.

— — (1907): Sur une nouvelle myxosporidie parasite de la Sardine. Ann. Univ. Grenoble T. 19 p. 703—706 1 fig. [Coccomyxa n. g., morovi n. sp., Coccomyxidae n. fam.]

— — (1907): Sur une nouvelle Myxosporidie parasite de la Sardine. C. R. Acad. Sc. Paris T. 145 p. 85—87 1 fig. [Coccomyxa Morovi n. g. n. sp.]

Lutz, Adolf und Alfonso Splendore (1908): Über Pebrine und verwandte Microsporidien. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 46 p. 311—315 1 Fig.

Mercier, L. (1906): Sur une Microsporidie du Talitre. C. R. Soc. Biol. Paris T. 61 p. 90—91.

— (1908): Néoplasie du tissu adipeux chez des Blattes (Periplaneta orientalis L.) parasitées par une Microsporidie. Arch. Protistenk. Bd. 11 p. 372—381 1 Taf. [Mitose succédant à division directe (cellules à bacilles).]

— (1908): Sur le développement et la structure des spores de Thelohania Giardi Henneguy. C. R. Acad. Sc. Paris T. 146 p. 34—38 1 fig.

— (1908): Notes sur les Myxosporidies. Arch. Zool. expér. (4) T. 8 p. 53—62 5 figs.

Plehn, Marianne (1906): Die Drehkrankheit der Salmoniden. Allg. Fisch.-Zeitg. Jahrg. 31 p. 465—470. — Nochmals die Drehkrankheit der Salmoniden. p. 516–519. [Veranlaßt durch Lentospora cerebralis.]

Ridewood, W. G. and H. B. Fantham (1907): On Neurosporidium cephalodisci n. g., n. sp., a Sporozoon from the Nervous System of Cephalodiscus nigrescens. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 51 p. 81—100 2 pls.

Schröder, Olaw (1907): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien. Verh. nat.-med. Ver. Heidelberg N. F. Bd. 8 p. 455—466 22 Fig.

— (1907): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien. Sphaeromyxa labrazesi (Laveran et Mesnil). Arch. Protistenk. Bd. 9 p. 359—380 2 Taf. 3 Fig.

II. Ordn.: *Sarcosporidia.*

Chatterjee, G. C. (1907): A Sporozoon (Sarcocystis sp.) from the Heart of a Cow in Calcutta. Rec. Indian Mus. Vol. 1 p. 77—78.

Janin, Francisque (1907): Recherches sur la Sarcosporodie du mouton. Arch. Parasitol. T. 11 p. 233—268 1 pl.

Negri, A. (1908): Osservazioni sui Sarcosporidi. Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 17 Sem. 1 p. 561—567 1 tav.

— (1908): Osservazioni sui Sarcosporidi. Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 27 Sem. 1 p. 666—677 1 tav. [Sarcosporidiosi nella cavia. (Ingestione di muscoli infetti con Sarcocystis muris.)]

IV. Kl.: *Infusoria.*

I. Subkl.: *Ciliata.*

Awerinzew, S. (1908): Über ein parasitisches Infusor aus dem Darme von Ophelia limacina (Rathke). Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 90 p. 334—342 1 Taf. [n. sp. in Bütschliella n. g.]

—: cf. sub Allgemeines.

Bancroft, Frank W. (1906): On the Influence of the Relative Concentration of Calcium Ions on the Reversal of the Polar Effects of the Galvanic Current in Paramecium. Journ. Physiol. London Vol. 34 p. 444—463 3 figs. [Swimming forwards towards anode in weak solutions of many salts (cilia at their anodal ends beat more strongly forw: now galvan. stimulation reversed: it acts at the anode). Absence of galvanotrop. caused by salts tending to diminish conc. of Ca ions. $CaCl_2$ prevents both anodal galvanotrop. and absence of galvanotrop. Character of galvanotrop. depends upon rel. amounts of free Ca ions. Loeb's theory.]

— (1906): The Control of Galvanotropism in Paramecium by Chemical Substances. Univ. California Publ. Physiol. Vol. 3 p. 21—31. [Swimming forwards towards Anode in some salt solutions; in others, or stronger concentrations of the same salts, total absence of Galvanotropism. Obliqne Galvanotropism. (Author) see also Journ. Physiol. London Vol. 34 p. 444.

Boubier, A. Maurice: cf. sub Allgemeines.

Bovard, John F. (1907): The Structure and Movements of Condylostoma patens. Univ. California Publ. Zool. Vol. 3 p. 343—368 1 pl. 21 figs.

Brandt, Karl (1906/07): Die Tintinnodeen der Plankton-Expedition. Ergebn. Plankton-Exped. Bd. 3 L a, 33 p. 70 Taf. [39 nn. spp. in: Codonella 4,

Tintinnopsis 5, Cyttarocylis 15 (1 n. var.), Ptychocylis, Petalotricha, Undella 6, Tintinnus 6, Tintinnidium (?). Xystonella, Rhabdonella, Coxiella nn. subgg.] — System. Teil 488 pp. [Tintinnus patagonicus n. sp. (2 nn. varr.). 39 nn. varr. in: Dictyocysta 3, Codonella 8, Tintinnopsis 4, Cyttarocylis 8, Ptychocylis 10, Undelal 4, Tintinnus 2.]

Calkins, Gary N. (1906): Morphology a Necessary Factor in the Study of Pathogenic Protozoa. (Med. Ass. greater City New York.) Med. Rec. New York Vol. 70 p. 1013. [Life cycles in Paramaecium caudatum.]

Calkins, Gary N. and Sara White Cull (1907): The Conjugation of Paramaecium aurelia (caudatum). Arch. Protistenk. Bd. 10 p. 375—415 7 Taf.

Carlier, E. Wace (1906): Note on some Tadpoles Covered with Living Vorticellae. Proc. Scott. micr. Soc. Vol. 4 p. 133—135.

Cépède, Casimir (1907): La castration parasitaire des Etoiles de mer mâles par un nouvel Infusoire astome: Orchitophrya stellarum n. g., n. sp. C. R. Acad. Sc. Paris T. 145 p. 1305—1306. [Infestant testicules d'Asteracanthion rubens.]

— (1907): L'adaptation au milieu marin d'Orchitophrya stellarum Cépède, Infusoire astome parasite des testicules des Etoiles de mer. C. R. Acad. Sc. Paris T. 145 p. 1435—1437. [Probablement phénomène normal. Contamination des Etoiles de mer douc par processus d'infection directe?]

Collin, B. (1908): Quelques remarques sur Tokophrya cyclopum Cl. et C. Arch. Zool. expér. (4) T. 8 p. 33—39 2 figs.

Dobell, C. Clifford (1907): Physiological Degeneration in Opalina. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 51 p. 633—645 2 figs. [Change of shape. Loss of cilia („atrichous" forms). Nuclear changes. Death. (The determining factor in degeneration is starvation.)]

de Drouin de Bouville (1906): Les repeuplements en écrevisses. Bull. Soc. Sc. Nancy (2) T. 7 p. 28—132 7 pls. 24 figs. [Protozoaires parasitiques. Ciliés et Myxosporidies.]

Enriques, Paolo (1907): La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Arch. Protistenk. Bd. 9 p. 195—296 4 Taf. 2 Fig.

— (1908): Sulla morfologia e sistematica del genere Colpoda. Arch. Zool. expér. gén. (4) T. 8 p. 1—15 10 figs. [C. maupasi n. sp.]

— (1908): Di un nuove Infusorio oligotrico (Turbilina instabilis n. gen., n. sp.) e suo significato per la filogenia dei Peritrichi. Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 17 Sem. 1 p. 224—235 10 figs.

Fauré-Fremiet, Emmanuel (1905): La structure de l'appareil fixateur chez les Vorticellidae. Arch. Protistenkunde Bd. 6 p. 207—226 13 Fig. [Sécrétion chitineuse.]

— (1906): Variation expérimentale chez Vorticella microstoma. Bull. scient. France Belgique T. 40 p. 271—280 2 figs. [Transformation de Vort. micr. en Vort. hians et vice versa effectuée par changements alimentation (végétale ou animale).]

— (1906): Sur un cas de monstruosité chez Stentor coeruleus. Arch. Anat. Micr. T. 8 p. 660—666 4 fig. [Pied bifide.]

— (1906): Le Tintinnoidium inquilinum Ehrbg. (Nematopoda cylindrica R Sand.) C. R. Soc. Biol. Paris T. 61 p. 395—397.

— (1906): Sur l'Ophrydium versatile. C. R. Soc. Biol. Paris T. 61 p. 46—48.

— (1907): L'Epistylis Perrieri sp. nov. C. R. Soc. Biol. Paris T. 63 p. 551—552.

Faurè-Fremiet, Emmanuel (1907): L'organisation de l'„Opercnlaria notonectae" dans ses rapports avec la cytologie générale. Note préliminaire. C. R. Ass. Anat. T. 9 p. 111—116.

— (1907): Une variété dn Trichorhynchns tnamotuensis. C. R. Soc. Biol. Paris T. 63 p. 467—468.

— (1908): Le Tintinnidinm inquilinum. I. Teil. Arch. Protistenk. Bd. 11 p. 225—251 1 pl. 11 figs.

— (1908): Snr denx infusoires nonveaux de la famille des Trachelidae. Bull. Soc. zool. France T. 33 p. 13—16 2 figs. [2 nn. spp. in: Loxophyllnm, Legendrea n. g.]

— (1908): A propos d'une note de M. P. Enriques sur nn infusoire oligotriche. C. R. Soc. Biol. Paris T. 64 p. 428—430. [Turbilina instabilis n'est qn'nne variété de Stobilidinm gyrans.]

Hamburger, Clara (1908): Znr Kenntnis der Conjngation von Stentor coerulens nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Conjngation der Infusorien. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 90 p. 423—435 1 Taf.

Hodge, C. F.: cf. snb Allgemeines.

Holmes, S. J. (1907): The Behavior of Loxophyllnm and its Relation to Regeneration. Jonrn. exper. Zool. Vol. 4 p. 399—418 7 figs.

Joseph, H. (1907): Beobachtungen über die Kernverhältnisse von Loxodes rostrum O. F. M. Arch. Protistenk. Bd. 8 p. 344—369 1 Taf. [Nach Zahl, Form, Anordnung, Art nnd Größe der Kerne sind drei scharf charakterisierte Typen (vielleicht Rassen, oder gar Arten?) zn nnterscheiden.]

Kanitz, Aristides: cf. snb Allgemeines.

Klaptocz, B. (1908): Die Fortpflanzung der Opalinen. Verh. zool. bot. Ges. Wien Bd. 57 p. 264—266.

Koessler, Karl K. (1906): Eiu Fall von Balantidinm-Colitis. Mitteil. Ges. inn. Med. Kinderheilk. Wien Jahrg. 5 p. 50—51.

Kunstler, J. et Ch. Gineste (1906): Les cnltnres de Protozoaires et les variations de la matière vivante. C. R. Acad. Sc. Paris T. 143 p. 365—367. [Structnre différente dn protoplasma etc. d'Opalina selon le milieu de cnltnre: ean salée, ean pure. Infinence de l'état de santé de la grenouille hôte snr cette strnctnre.]

— — (1906): Les sphérules chromophiles chez les protozoaires. C. R. Ass. Anat. T. 8 p. 3—5 11 figs. [Elément fondamental dn protoplasme.]

Laackmann, Hans (1907): Antarktische Tintinnen. Zool. Anz. Bd. 31 p. 235—239 13 Fig. [13 nn. spp. in: Tintinnus, Cyttarocylis 7, Ptychocylis, Codonella 4.]

— (1908): Ungeschlechtliche nnd geschlechtliche Fortpflanznng der Tintinnen. Wiss. Meeresnntersnch. N. F. Bd. 10 Aht. Kiel p. 13—37 3 Taf. [Tintinnopsis lohmanni n. sp. (1 n. var.) 1 n. var. in Tintinnus.]

Lauterborn, R.: cf. snh Enflagellata.

Levander, K. M. (1906): Beiträge znr Kenntnis des Sees Valkea-Mnstajärvi der Fischerei-Versuchsstation Evois. Acta Soc. Flora fennica Bd. 28 Nr. 1 28 pp. 1 Karte.

—: cf. snh Flagellata.

Lindner, G. (1907): Biologische Studien über parasitische Protozoen. Arch. wiss. prakt. Tierheilk. Bd. 33 p. 432—444 1 Taf. [In die Mnskeln von Schlachtvieh und Wildpret eingedrnngene Vorticellen und Colpidien veranlassen die Mieschen'schen Schläuche.]

Lister, J. J. (1906): Biometry and Biology: A Reply to Prof. Pearson. Nature Vol. 74 p. 584—585. — by Karl Pearson p. 608—610, 636 [Paramæcium].

Metcalf, Maynard M. (1907): Studies on Opalina (Preliminary Notice). Zool. Anz. Bd. 32 p. 110—118 7 figs.

— (1907): The Excretory Organs of Opalina. Part. I. Arch. Protistenkunde Bd. 10 p. 183—187, 365—374, 1 pl. 15 figs.

Nussbaum, Eugen (1906): Der Zeugungskreis von Opalina. (Ges. Morphol. Physiol. München.) München. med. Wochenschr. Jahrg. 53 p. 1786—1787, 1 fig.

— (1907): Der Zeugungskreis von Opalina. Sitz.- Ber. Ges. Morphol. Physiol. München Bd. 22 p. 23—28.

— (1907): Nochmals über Stentor coeruleus. Arch. Protistenkunde Bd. 9 p. 137—138. [Rechtfertigung gegenüber Schröder.]

— (1907): Die Fortpflanzung der Opalinen. Arch. Protistenkunde Supplement 1 p. 1—42 3 Taf. 2 Fig. [Typischer Generationswechsel: Anzahl agamogenetischer Generationen mit einer gamogenetischen gesetzmäßig abwechselnd.]

— (1908): Zur Fortpflanzung eines parasitischen Infusors (Ichthyophthirius). (Ges. Morphol. Physiol. München.) München. med. Wochenschr. Jahrg. 55 p. 48—50. [Geschlechtskerne direkt vor der Befruchtung aus dem Hauptkern hervorgehend.]

Okamura, K. (1907): An Annotated List of Plankton Microorganisms of the Japanese Coast. Annot. zool. japon. Vol. 6 p. 125—151 4 pls. [Peridinium tumidum n. sp.]

Popoff, Methodi (1908): Die Gametenbildung und die Conjugation von Carchesium polypinum L. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 89 p. 478—524 1 Taf. 6 Fig.

Rheindorf (1907): Ciliatendysenterie. Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 44 p. 1578—1580 3 Fig.

Robertson, T. Brailsford (1906): Investigations on the Reactions of Infusoria to Chemical and Osmetic Stimuli. Journ. biol. Chem. Vol. 1 p. 185—202.

Schouteden, H. (1907): Les Infusoires Aspirotriches d'eau donce. Ann. Biol. lacustre T. 2 p. 171—180.

Schröder, Olaw (1906): Beiträge zur Kenntnis von Vorticella monilata Tatem. Arch. Protistenkunde Bd. 7 p. 395—410 1 Taf. 2 Fig.

— (1906): Beiträge zur Kenntnis von Campanella umbellaria L. sp. (Epistylis flavicans + grandis Ehrbg.) Arch. Protistenkunde Bd. 7 p 75—105 2 Taf.

— (1907): Beiträge zur Kenntnis von Stentor coeruleus Ehrbg. und St. roeselii Ehrbg. Arch. Protistenkunde Bd. 8 p. 1—16 1 Taf.

— (1907): Die Infusorien der deutschen Südpolar-Expedition 1901—1903. Deutsch. Südpol. Exped. Bd. 9. Zool. Bd. 1 p. 349—360 1 Taf. [4 nn. spp. in: Acineta, Tokophrya 2, Ophryodendron.]

Topsent, E. (1906): Une station d'Ophrydium versatile dans la Marne. Bull. Mus. Hist. nat. Paris 1906 p. 576.

Traube, Mengarini, Margherita Scala e Alberto Scala (1906): Dell'azione del cloruro di sodio sui corpuscoli rossi del sangue della rana e sulle opaline. Arch. Fisiol. Vol. 3 p. 572—579 2 tav. [Tossica sebbene isotonica; per una soluzione veramente fisiologica si vuole un miscuglio di sali o di altre sostanze.]

Woodruff, Lorande Loss. (1907): Variation during the Life Cycle of Infusoria in its Bearings on the Determination of Species. (Amer. Ass. Adv. Sc.) Science N. S. Vol. 25 p. 734—735.

II. Snbkl.: *Suctoria.*

Collin, B. (1906): Note préliminaire sur nn Acinétien nonvean. Dendrosomides paguri n. g.; n. sp. Arch. Zool. expér. (4) T. 5 p. LXIV—LXVI.

Rousseau, E., et H. Schouteden (1907): Les Acinétiens d'eau douce. Ann. Biol. lacustre T. 2 p. 181—211 1 pl.

Protisten von fraglicher systematischer Stellung.

I. *Spirochäten.*

(Fraglich, oh zu den Flagellaten oder Bakterien gehörig. Hierbei die Literatur über die Spirochäten bei Recurrens, Tick-Fever, Angina Vincenti, Syphilis nsw.)

Anonymus (1907): Über krankheitserregende Spirochäten nnd die Ätiologie der Syphilis. (14. Intern. Kongr. Hyg. Dermogr.) München. med. Wochenschr. Jahrg. 54 p. 2159. — Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 1719. [Ätiologische Bedentung der Spirochäte.]

— (1907/08): Report on the Present Status of Onr Knowledge of the Parasitology of Syphilis. (6. Internat. Dermat. Congr. New York.) Med. Rec. New York Vol. 72 p. 623. — Boston med. surg. Jonrn. Vol. 158 p. 19—20.

— (1908): La syphilis expérimentale et le diagnostic de la syphilis. Biol. méd. Ann. 6 p. 4 - 31 1 fig.

Arning, A. cf. snb Mikroskopische Technik.

Arning, Ed. und C. Klein (1907): Die praktische Dnrchführung des Nachweises der Spirochaete pallida im großen Krankenhansbetrieb. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 1482—1487.

Ashburn, P. M. and Charles F. Craig (1907): Observations npon Treponema pertenuis Castellani of Yaws and the Experimental Prodnction of the Disease in Monkeys. Philippine Jonrn. Sc. Vol. 2 p. 441—467 4 pls. [Morphology, motility, dividing forms, cultivation of Trep. — Yaws and syphilis are distinct diseases.]

Bab, Hans (1906): Spirochätenhefnnde im menschlichen Ange. Ein Beitrag zur Genese der Angenerkrankngen bei hereditärer Lnes. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 32 p. 1945—1948 7 Fig.

— (1907): Über die kongenitale Syphilis und die Spirochaete pallida. (Ges. Gehnrtshilfe Gynäk. Berlin.) Berl. klin. Wochenschr. Jahrg. 44 p. 1094. — Centralhl. Bakt. Parasit. Aht. 1 Ref. Bd. 39 p. 636—639.

— (1907): Nerv oder Microorganismus? München. med. Wochenschr. Jahrg. 54 p. 315—317.

— (1907): Beitrag zur Bakteriologie der kongenitalen Syphilis. München. med. Wochenschr. Jahrg. 45 p. 2265—2268 4 Fig. [Ätiologische Bedentnng der Pallida.]

Balfour, Andrew: cf. snb Haemosporiida.

Beitzke, H. (1907): Znr Kritik der Silberspirochäte. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 43 p. 369—371 1 Fig.

Benda, C. (1907): Znr Levaditi-Färbnng der Spirochaete pallida. Nehst Bemerknngen über die Histologie der Leher hei Lues congenita. Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 44 p. 428—432, 480—484. [Sicherer Nachweis der Spirochäte als Centrum syphilitischer Gewehsänderung.]

Bertarelli, E. (1906): „Spirochaete pallida" und Osteochondritis. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 41 p. 639–642 1 Taf.

— (1907): Über die Transmission der Syphilis auf das Kaninchen. II. Bericht. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 43 p. 167—173, 238—245 1 Fig.

— (1907): Über die Empfänglichkeit der Fleischfresser (Hund) und der Wiederkäuer für experimentelle Syphilis. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 43 p. 790—793. [Hornhautübergangsvirus von Kaninchen erzeugt Augensyphilis beim Hund und Schaf.]

— (1907): Das Virus der Hornhautsyphilis des Kaninchens und die Empfänglichkeit der unteren Affenarten und der Meerschweinchen für dasselbe. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 43 p. 448—455. [Bei Reihenübertragung von Hornhautsyphilis Verstärkung des Virus, Konstantbleiben des Spirochätenbefundes.]

Bertarelli, E. und G. Volpino (1906): Weitere Untersuchungen über die Gegenwart der Spirochaete pallida in den Schnitten primärer, sekundärer und tertiärer Syphilis. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 41 p. 74—78 1 Taf.

de Beurmann (1907): Spirilloses et sporotrichoses. (Soc. méd. Hopitaux.) Semaine méd. Ann. 27 p. 370. [Ressemblance entre spirilles du pian et tréponèmes pâles.]

Blaschko, A. (1906): Spirochaete pallida. Eine vorläufige Entgegnung. Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 43 p. 1265. [Gegen Schulze p. 1213 und Friedenthal p. 1217.]

— (1907): Die Spirochaete pallida und ihre Bedeutung für den syphilitischen Krankheitsprozeß. Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 44 p. 336—339 4 Fig. [3 Transportarten: Eigenbewegung, Fortbewegung durch Lymphgefäße und durch Blutgefäße.]

— (1908): Die Bedeutung der Serodiagnostik für die Pathologie und Therapie der Syphilis. Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 45 p. 694—699 1 Fig.

Blaschko, A. und C. Benda (1907): Bemerkungen und Demonstrationen zur Spirochätenfrage und zur Kritik der Levaditi'schen Silberfärbung von Microorganismen, mit Demonstration. (Berlin. med. Ges.) Berlin. klin. Wochenschrift Jahrg. 44 p. 255—259, 292—295. — Diskuss. p. 318—320, 350—358. — München. med. Wochenschr. Jahrg. 54 p. 349. — Diskuss. p. 492—496, 500—501. — Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 321, 401.

Bosc, F. J. (1906): Les maladies bryocytiques (maladies à protozoaires). 4e Mémoire. La Syphilis. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 41 p. 729—736, 807—811 17 figs.; Bd. 42 p. 423—432, 509—512, 613—615, 705—713 1 fig.

Bousfield, L. (1907): Membranous Ulceration, Due to Spirochaete, Simulating Diphtheria. Lancet Vol. 173 p. 765—766 1 fig.

Branch, C. W. (1906): A Case of Haemoptysis, with Numerous Spirochaetes in the Sputum. Brit. med. Journ. 1906 Vol. 2 p. 1537—1538.

Brückner und Werner (1907): Bemerkung zu der Arbeit des Herrn C. Fraenkel: Unterschiede zwischen den einzelnen Formen des Zeckenfiebers in Nr. 31 dieser Zeitschrift. Med. Klin. Jahrg. 3 p. 1459. — Erwiderung von C. Fraenkel p. 1459.

Castellani, Aldo (1907): Framboesia tropica. Arch. Schiffs-Tropenhyg. Bd. 11 p. 19—38 8 figs. [Sp. pertennis. Framboesia a form of syphilis. Syphilis and yaws two different maladies (geographic. distribution, clinical symptomes, histo-pathology).]

Clarke, J. Jackson (1907): On the pathology of Syphilis. (R. med. chir. Soc. London.) Lancet Vol. 172 p. 91. [Connexion between Spirochaete p. and protozoa in Syphil. described by the author 10 years ago.]

Dobell, C. Clifford (1908): Notes on some Parasitic Protists. Qnart. Journ. micr. Sc. Vol. 52 p. 121—138 1 pl. [Spirochaete bufonis n. sp.]

Dohi, Sh. (1907): Über das Vorkommen der Spirochaete pallida im Gewebe, nebst einigen Bemerknngen über Spirochätenfärbnng nnd die Kernfärbung mit Silber imprägnierter Präparate. Centralhl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 44 p. 246—256.

Doutrelepont (1907): Mikroskopische Präparate von Spirochaete pallida bei tertiärer Lnes. Sitz.-Ber. nat. Ver. prenß. Rheinl.-Westfalen 1906 B p. 66—67.

— (1907): Mikroskopische Präparate von Spirochaete pallida bei tertiärer Lnes. (Niederrhein. Ges. Naturheilk. Bonn.) Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 659—660.

— (1908): Demonstration von Spirochaetae pallidae. Sitz-Ber. natnrhist. Ver. preuß. Rheinl.-Westfalen 1907 B p. 5—6. [Ascitesflüssigkeit eines kongenital syphilit. Kindes.]

Dreyer, A. (1907): Spirochaete pallida. (Allg. ärztl. Ver. Köln.) München. med. Wochenschr. Jahrg. 54 p. 2455.

— (1907): Über Spirochätenbefnnde in spitzen Condylomen. Deutsch. med. Wochenschrift Jahrg. 33 p. 720—722 1 Fig. [Spirochaete refringens.]

Dutton, J. Everett and John L. Todd (1907): A Note on the Morphology of Spirochaeta Duttoni. Lancet Vol. 173 p. 1523—1525.

Ehrlich, Hugo und J. T. Lenartowicz (1908): Über Färbnngen der Spirochaete pallida für diagnostische Zwecke. Wien. med. Wochenschr. Jahrg. 58 p. 1018—1023.

Ehrmann, S. (1906): Über Spirochätenbefunde in den syphilitischen Geweben. Wien. med. Wochenschr. Jahrg. 56 p. 1905—1908.

— (1907): Über die Beziehungen der Spirochaete pallida zu den Lymph- und Blutbahnen, sowie über Phagocytose im primären nnd sekundären Stadium. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 44 p. 223–245 1 Taf. 14 Fig.

Eitner, E. (1907): Über Beobachtungen an der lebenden Spirochaeta pallida. München. med. Wochenschr. Jahrg. 54 p. 770—773. [Häufige Inkongruenz zwischen klinischer Erscheinung nnd Spirochätenbefund bestätigt Schaudinn's Auffassung der Spirochäte als einer vorübergehenden Entwicklungsphase eines Protozoon.]

Fantham, H. B. (1907): Spirochaeta (Trypanosoma) balbianii (Certes), its Movements, Strncture, and Affinities; and on the Occnrrence of Spirochaeta anodontae (Keysselitz) in the British Mnssel, Anodonta cygnea. Ann. Mag. nat. Hist. (7) Vol. 19 p. 493—501.

— (1908): The Movements of Spirochaetes, as seen in S. balbianii and S. anodontae. Rep. 77th Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. Leicester 1907 p. 554—555.

— (1908): Spirochaeta (Trypanosoma) balbianii (Certes) and Spirochaeta anodontae (Keysselitz): their Movements, Structure and Affinities. Qnart. Jonrn. micr. Sc. Vol. 52 p. 1—73 3 pls. 11 figs. [Spirochaetacea n. class.]

Ferré (1906): Recherches snr la présence dn Spirochaete de Schaudinn dans les lésions snperficielles de la syphilis. C. R. Soc. Biol. Paris T. 60 p. 97—98.

Ficker, M. und Stephanie Rosenblat (1907): Argas miniatus nnd Hühnerspirillose. 1. Mitteilnng. Hyg. Rnndsch. Jahrg. 17 p. 1114—1118 5 Fig. [Übertragung

der Spirochäten durch Zecken, die mit Hühnerblut Spiroch. anfgenommen. Aus Eiern infizierter Zecken gezüchtete Nachkommen sind stets spirochätenfrei.]

Finger, E. (1908): Die nenesten Errungenschaften anf dem Gebiete der Syphilidologie. Wien. klin. Wochenschr. Jahrg. 21 p. 1—7. [Rück- und Ausblick.]

Finger, E. nnd K. Landsteiner (1907): Bemerknng zu der Mitteilnng von W. Schulze. Med. Klin. Jahrg. 3 p. 929. [Bezüglich Übertragbarkeit von Syphilis.]

— — (1906): Untersuchnngen über Syphilis an Affen. (II. Mitteilnng.) Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien math.-nat. Kl. Bd. 115 Abt. 3 p. 179—199.

Forest, M. (1906): Beitrag zur Morphologie der Spirochaete pallida (Treponema pallidnm (Schaudinn). Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. Orig. Bd. 42 p. 608—612 1 Taf.

Fouquet, Ch. (1906): Présence dn spirochète pâle de Schaudinn dans le testicule d'un nonvean-né hérédo-syphilitique. C. R. Acad. Paris T. 143 p. 792—794.

— (1907): Présence de tréponèmes pâles de Schaudinn dans l'appendice d'un fœtus hérédo-syphilitique. C. R. Acad. Sc. Paris T. 145 p. 1309—1310. [Appendicites (dites „familiales" en particulier) d'origine syphilitique.]

Fourneau, Ernest (1907): Sur les emplois de l'Atoxyl. Biol. méd. Ann. 5 p. 157—168. [Revue.]

Fraenkel, Carl (1907): Unterschiede zwischen den einzelnen Formen des Zeckenfiebers. Med. Klin. Jahrg. 3 p. 928—929. [2 verschiedene Unterarten der Spirillen des afrikan. Rekurrens; westafrik. Art: Spirillnm Dnttoni, ostafrik. (v. Koch znerst gesehen) weiterhin als Spirillnm des Zeckenfiebers zu bezeichnen. Nach Impfung mit der einen Art Unempfänglichkeit nur für diese (Tierexperiment).]

— (1907): Über die Spirillen des Zeckenfiebers. München. med. Wochenschr. Jahrgang 54 p. 201—202.

— (1907): Untersnchnngen über das Spirillum Obermeieri. Berl. klin. Wochenschr. Jahrg. 44 p. 125—126.

— (1907): Untersnchnngen über die Spirillen des enropäischen Reknrrenzfiebers. Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 44 p. 681—684. [Von den Erregern des amerikanischen nnd afrikanischen Rückfallfiebers verschieden (nach morphologischem und färberischem Verhalten, Bewegung, Virulenz).]

— (1907) Beobachtungen an den Spirillen des Zeckenfiebers und des amerikanischen Reknrrens. Hyg. Rundsch. Jahrg. 17 p. 263—265. [Spirillen des amerikanischen Rekurrens zeigen seitenständige Geißelfäden wie diejenigen des Zeckenfiebers.]

Friedenthal, Hans (1907): Welche Gewebsbestandteile in entzündetem Gewebe täuschen Silberspirochäten vor? Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 44 p. 99—101 4 Fig.

Füllebobn, nnd Martin Mayer (1907): Übertragung der Spirochaete obermeieri anf Mänse. (Vorlänfige Mitteilung.) Med. Klin. Jahrg. 3 p. 487—488. [Mäuse für Spirochaete Obermeieri nicht absolut nnempfänglich, wie bisher angenommen.]

Fürész, Eugen (1907): Über die Beziehungen der Spirochaete pallida zu der antiluetischen Knr. Med. Klin. Jahrg. 3 p. 1045—1046.

Galli-Valerio, B., nnd Vera Salomon (1907): Die syphilitische Keratitis des Kaninchens. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Bd. 45 p. 37—44 3 Fig.

Giemsa, G.: cf. sub Mikroskopische Technik.

Gierke, E. (1907): Die intracellnläre Lagerung der Sypbilisspirochäten. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 44 p. 348—353 3 fig. [In verschiedenen Zellarten.]

— (1907): Zur Kritik der Silberspirochäte. Berlin. Klin. Wochenschr. Jahrg. 44 p. 75—76.

Gonder, Richard (1907): Studien über die Spirochäte aus dem Blute von Vesperugo Kuhlii Keys. nnd Blas. (Natterer). Arb. Gesnndh.-Amt Berlin Bd. 27 p. 406—413 1 Taf. [Zellparasitismns.]

— (1908): Beobachtnngen über die endemische Lnes in Bosnien. Arb. k. Gesundheitsamt Bd. 28 p. 139—144.

Gottberg, Max: cf. sub Mikroskopische Technik.

Greeff und Clausen (1906): Spirochaeta pallida bei experimentell erzeugter interstitieller Hornhautentzündnng. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 32 p. 1454—1455 3 Fig.

— — (1907): Spirochätenbefund bei experimenteller interstitieller Hornhautentzündnng. (33. Vers. Ophthalm. Ges. Heidelberg.) Centralbl. prakt. Augenheilk. Jahrg. 31 p. 300. [Affen nnd Kaninchen.]

Grouven, C.(1907): Über positive Syphilisimpfung am Kaninchenange. Med. Klin. Jahrg. 3 p. 774—775. [Zahlreiche Spirochaetae pall. (keine anderen Spirochäten oder Bakterien) über 5 Monate nach Infektion.]

— (1907): Spirochäten im Ausstrich- und Schnittpräparat. Deutsch. med. Wochenschrift Jahrg. 33 p. 1280.

— (1908): Spirochäten im Ausstrich- und Schnittpräparat. Sitz.-Ber. naturhist. Ver. preuß. Rheinl.-Westfalen 1907 B p. 12—13. [Innerer Organe.]

— (1908): Über den Nachweis der Spirochaete pallida bei kongenitaler Syphilis. Zentralbl. Gynäk. Jahrg. 32 p. 581—586.

— (1908): Über bemerkenswerte Resnltate der Sypbilisimpfnng beim Kaninchen. Med. Klin. Jahrg. 4 p. 267—269 3 Fig.

Halberstädter, Ludwig (1907): Weitere Untersuchnngen über Framboesia tropica an Affen. Arb. k. Gesundbeitsamt Bd. 26 p. 48—52 1 Fig.

Hallopeau, H., and Gastou (1907): Systematized Localizations of the Treponema pallidum. (6th Internat. Dermat. Congr. New York.) Med. Rec. New York Vol. 72 p. 623—624.

Hauck, L. (1907): Über den derzeitigen Stand der Frage nach dem Erreger der Sypbilis. Sitz.-Ber. phys. med. Soc. Erlangen Bd. 38 p. 219—236.

Hedrén, G. (1908): Untersnchnngen über Spirocbaete pallida bei kongenitaler Syphilis. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 46 p. 232—247 4 Fig.

Hölling, Ad. (1907): Spirillnm gigantenm und Spirochaete balbianii. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 44 p. 665—668. [Protozoennatnr von Spir. balb.]

Hoffmann, Erich (1906): Über die diagnostiscbe Bedentnng der Spirochaeta pallida. Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 43 p. 1421—1423. [U. a. gegen Schulze nnd Saling (Silberspirochäte).]

— (1907): Über Framboesie. (Berlin. dermat. Ges.) Monatsh. Bakt. Parasit. Abt. 2 Bd. 20 p. 28—29. [Pallida gleichende Spirocb.]

— (1907): Spirochaete pallida lebend bei Dunkelfeldbelencbtung. (Ver. inn. Med. Berlin.) Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 82—83.

Hoffmann, Erich (1907): Demonstration lebender Spirochäten. (Berlin. med. Ges.) Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 44 p. 291—292.

— (1907): Demonstration eines Kaninchens mit Keratitis syphilitica (12. Passage) nnd eines Seidenäffchens (Hapale) mit Initialaffekten an der Angenbrane und dem Genitale (3. Passage). (Ver. inn. Med. Berlin.) Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 1194. [Spirochaete lebend in Cornea nachgewiesen.]

Hoffmann, Erich, und S. v. Prowazek (1906): Untersnchnngeu über die Balanitis- und Mundspirochäten. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 41 p. 741—744, 817—821 1 Taf.

Jadassohn (1906): Spirochaete pallida. (Med. Chir. Ges.-Kanton Bern.) Corr.-Bl. Schweiz. Ärzte Jahrg. 36 p. 561.

Jaffé, J. (1907): Spirochaeta culicis nov. spec. Arch. Protistenkunde Bd. 9 p. 100—107 1 Taf. 2 figs. [In Culexlarven.]

Juliusberg, M. (1907): Spirochäten in Schnittpräparaten von spitzen Kondylomen. (Ärztl. Ver. Frankfurt a. M.) München. med. Wochenschr. Jahrg. 54 p. 439.

Keysselitz, G.: cf. sub Enflagellata.

Klonnitzky, N. N. (1907): Über die Vermehrung der Rückfallsspirochäten im Körper der Wanzen. Centralbl. Bakt. Parasit. Bd. 45 Abt. 1 Orig. p. 126—128 2 Fig.

Koch, Max (1907): Spirochätenbefund bei kavernöser Lungensyphilis und Pachymeningitis haemorrhagica interna productiva. (11. Tagung deutsch. path. Ges. Dresden.) Centralbl. allg. Path. Anat. Bd. 18 p. 816—817. [Vom Charakter der Pallida.]

— (1908): Über einen Spirochätenbefnnd bei kavernöser Lungensyphilis und Pachymeningitis haemorrhagica interna productiva. Verh. deutsch. path. Ges. 11 Dresden p. 275—282 1 Taf. 2 Fig.

Kraus, Alfred: cf. snb Mikroskopische Technik.

Krienitz, W. (1906): Über morphologische Veränderungen an Spirochäten. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 42 p. 43—47.

Krzysztalowicz, Fn., und M. Siedlecki (1908): Das Verhalten der Spirochaeta pallida in syphilitischen Effloreszenzen und die experimentelle Syphilis. Monatsh. prakt. Dermatol. Bd. 46 p. 423—435 1 Fig. [Menge der Spirochäten hauptsächlich von der Infiltrationsdauer abhängig.]

— (1908): Étnde expérimentale de la syphilis; morphologie de Spirochaeta pallida. Bull. intern. Acad. Cracovie 1908 p. 173—245 2 pls.

Kunstler, J., et Ch. Gineste (1906): Spirillum periplaneticum nov. spec. C. R. Soc. Biol. Paris T. 61 p. 135 1 fig.

Landsteiner, K. nnd V. Mucha (1906): Znr Technik der Spirochätennntersuchung. Wien. klin. Wochenschr. Jahrg. 19 p. 1349—1350. [Bei Dnnkelfeldbeleuchtung wie bei Ultramikroskopie. Auch znr Beobachtnng der „Biologie" der Sp.]

Lebailly, C. (1908): Multiplication in vitro du Treponema pallidum Schaudinn. C. R. Acad. Sc. Paris T. 146 p. 312—314.

Leishman (1907): The Spirochaete of Relapsing Fever. (Path. Soc. London.) Lancet. Vol. 172 p. 806—807.

Leuriaux, C., et V. Geets (1906): Culture dn Treponema pallidnm de Schaudinn. Centralbl. Bakt. Parasit. Aht. 1 Orig. Bd. 41 p. 684—688 11 figs.

Levaditi, C. (1906): Morphologie et culture du Spirochaete refringens (Schaudinn et Hoffmann). C. R. Soc. Biol. Paris T. 61 p. 182—184 1 fig.

— (1906): Transmission de la balano-posthite érosive circinée chimpanzé, Rôle du Spirochaete refringens. C. R. Soc. Biol. Paris T. 61 p. 184—186 1 fig.

— (1906): La spirillose des embryons de poulet dans ses rapports avec la Tréponémose héréditaire de l'homme. Ann. Inst. Pasteur T. 20 p. 924—938.

— cf. sub Mikroskopische Technik.

Levaditi, C., et J. McIntosh (1907): Contribution à l'étude de la culture de „Treponema pallidum". Ann. Inst. Pasteur T. 21 p. 784—797 2 Taf. [Spirochète obtenu en cultures sériées constitue une variété avirulente du parasite de la syphilis. (Sacs en collodion ensemencés avec tréponèmes vivants sont placés dans le péritoine du singe.)]

Levaditi, C., et Manouélian (1906): Recherches sur la spirillose provoquée par le spirille de la „Tick-Fever". C. R. Soc. Biol. Paris T. 61 p. 566—567.

— (1906): Nouvelles recherches sur la spirillose des poules. Ann. Inst. Pasteur T. 20 p. 593—600 1 pl.

— (1907): Recherches sur l'infection provoquée par le spirille de la Tick-fever. Ann. Inst. Pasteur T. 21 p. 295—311 2 Taf. [Spirille de tick-fever exclusivement dans torrent circulatoire. Aucun stade intra-cellulaire. Destruction des spirilles phénomène essentiellement phagocytaire. Enchevêtrement des spirilles précède dégénérescence.]

Levaditi, C., et Sauvage (1906): Pénétration du Treponema pallidum dans l'ovule. C. R. Acad. Sc. Paris T. 143 p. 559—561 1 fig.

Lipschütz, B. (1906): Zur Kenntnis der Spirochaete pallida im syphilitischen Gewebe. Wien. klin. Wochenschr. Jahrg. 19 p. 1110—1114 3 Fig.

Mackie, Percival F. (1907): A Preliminary Note on Bombay Spirillar Fever. Lancet. Vol. 173 p. 832—835.

MacLennan, Alexander (1907): On the Spirochaete pallida. (R. med. chir. Soc. London.) Lancet. Vol. 172 p. 91.

— (1907): The Place the Spirochaeta pallida Occupies in the Diagnosis of Syphilis. (Brit. med. Ass.) Lancet. Vol. 173 p. 705—706.

Malinowski, Felix (1907): Spirochaete pallida bei tertiärer Syphilis. Monatsh. prakt. Dermat. Bd. 45 p. 499—500 2 figs.

Mandelbaum, M.: cf. sub Mikroskopische Technik.

Mantrufel (1907): Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Rekurrenzspirochäten und ihrer Immunsera. Arb. Gesundh.-Amt Berlin Bd. 27 p. 327—363. [Immunserum ist parasiticid. Phagocytose ist Symptom, nicht Ursache von Spirochätenschwund und Immunität.]

Marshall, T. (1907): Yaws: a Histologic Study. Philippine Journ. Sc. Vol. 2 p. 469—474 4 pls. [Characteristic features of yaws papule (Treponema pertenuis).]

Mayer, M. (1907): Spirochätenbefunde bei Framboesia tropica. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 462—463 1 Fig. [Ätiologische Bedeutung der durch Giemsafärbung nachgewiesenen Spirochaete pertenuis.]

— (1907): Präparate aus dem Gebiet der Trypanosomen und Spirochäten. (Biol. Abt. ärztl. Ver. Hamburg.) München. med. Wochenschr. Jahrg. 54 p. 496—497.

Meyer, O. (1908): Zur Frage der Silberspirochäte. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 46 p. 319—321.

Milhit, J. (1907): Recherches sur la syphilis hépatiqne expérimentale. — Sémaine méd. Ann. 27 p. 459—461. [Absence du trépouème dans le foie syphilitique experimental du chimpanzé.]

Möllers, B. (1907): Experimentelle Studieu über die Übertragung des Rückfallfiehers durch Zecken. Zeitschr. Hyg. Infektiouskrankh. Bd. 58 p. 277—285. [Iufektion gesunder Tiere durch Zecken, deren Eltern ausschließlich durch Vererhung ihre Infektiosität erhielten, also Vererhung der Spirillen his in die 3. Zeckengeneration.]

Moffat, R. U. (1907): Spirillnm Fever in Uganda. Lancet Vol. 172 p. 208—210.

Mohn (1906): Bericht über Spirochätenbefunde in der Plazenta. (Med. Ges. Leipzig.) München. med. Wochenschr. Jahrg. 53 p. 2324—2325.

Mucha, V. und K. Landsteiner (1907): Spirochaeta pallida. (Wien. dermat. Ges.) Monatsh. prakt. Dermat. Bd. 42 p. 295. [Biologische und pathologischs Eigenarteu von Spirochaeta pallida.]

Mühlens, P. (1907): Vergleichende Spirochätenstudien. Zeitschr. Hyg. Infektionskrankh. Bd. 57 p. 405—416 2 Taf. [Sp. pallida von anderen Spirochäten wohl unterscheidhar.]

— (1907): Beitrag zur experimentellen Kaninchenhornhautsyphilis. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 1207—1208. [Keratitis pareuchymatosa nach Impfung mit Organsaft kongenitaler Lues.]

— (1907): Untersuchungeu über Spirochaete pallida nnd einige andere Spirochätenarten, inshesondere in Schnitten. Centralhl. Bakt. Parasit. Aht. 1 Orig. Bd. 43 p. 586—592, 674—693 2 Taf. [Kultivierung von Spir. pallida gelungen.]

Mühlens, P. nnd M. Hartmann (1906): Über Bacillus fusiformis nnd Spirochaeta dentium. Zeitschr. Hyg. Infektionskrankh. Bd. 55 p. 81—101 4 Taf.

Neisser, Albert (1907): Atoxyl hei Syphilis und Framhoesie. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 1521. [Auch therapeutische Erfolge sprechen für Verwaudtschaft von Syphilis und Framhoesie.]

Neufeld, F. und S. v. Prowazek (1907): Über die Immunitätserscheinuugen bei der Spirochätenseptikämie der Hühner uud über die Frage der Zugehörigkeit der Spirochäten zu den Protozoen. Arh. k. Gesundheitsamt Bd. 25 p. 494—504 1 Fig.

Novy, F. G. (1907): Further Studies on the Spirilla of Relapsing Fever. Boston med. surg. Journ. Vol. 157 p. 52.

Novy, F. G. and R. E. Knapp (1906): Relapsing Fever and Spirochaetes. Brit. med. Journ. 1906 Vol. 2 p. 1573—1575.

— — (1907): On the Cultivation of Spirillum ohermeieri. (Amer. Soc. Bacter.) Science N. S. Vol. 25 p. 815—817.

Parodi, Umberto (1907): Über die Übertragung der Syphilis auf den Hoden des Kaninchens. Centralhl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 44 p. 428. [Anwesenheit von Spirochäten.]

Paschen, E. (1906): Demonstration von Schnittpräparaten von Organen macerierter Foeten (Methode Levaditi) mit sehr zahlreichen Spirochaetae pallidae. (Ärztl. Ver. Hamhurg.) Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 32 p. 1397.

Pasini (1907): Über die Persistenz der Spirochaete pallida hei hereditär Syphilitischen nnd ihr Vorkommen in den Sekretionen derselhen. (Ges. Med. Biol. Mailand.) München. med. Wochenschr. Jahrg. 54 p. 814. [Referat.]

Pinkus, Felix (1907): Über den jetzigen Stand der Syphilisforschung. Beih. med. Klin. Jahrg. 3 p. 207—236.

Prorscher und C. White (1907): Über das Vorkommen von Spirochäten bei pseudoleukämischer Lymphdrüsenhyperplasie. München. med. Wochenschr. Jahrg. 54 p. 1868.

Prowazek, S. v. (1906): Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Hühnerspirochäten. Arb. k. Gesundheitsamt Bd. 23 p. 554—569 2 Taf. [Sp. anodontae n. sp.]

— (1907): Vergleichende Spirochätenuntersuchungen. Arb. k. Gesundheitsamt Bd. 26 p. 23—31 1 Taf.

— (1908): Bemerkungen zur Spirochäten- und Vaccinefrage. Literaturnachlese. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 46 p. 229—231.

Reuter, Karl (1906): Neue Befunde von Spirochaete pallida (Schaudinn) im menschlichen Körper und ihre Bedeutung für die Ätiologie der Syphilis. Zeitschr. Hyg. Infektionskrankh. Bd. 54 p. 49—64 2 Taf.

Riecke (1907): Über den Befund von Spirochaete pallida bei Syphilis. (Freie Ver. inn. Med. Sachsen.) Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 287.

Ritter, E. (1906): Beiträge zum Nachweis der Spirochaete pallida in syphilitischen Produkten. München. med. Wochenschr. Jahrg. 53 p. 2004—2006 1 Fig.

Rolshoven, Franz (1907): Über das Vorkommen der Spirochaetae pallidae im Blute. Med. Klin. Jahrg. 3 p. 989—990.

Rosenberger, Randle C. (1908): The Present Status of the Aetiology of Syphilis. The Spirochaeta pallida; its Biology and aetiological Relation to the Disease. New York med. Journ. Vol. 87 p. 391—400.

Rothschuh, E. (1908): Die Syphilis in Centralamerika. Arch. Schiffs-Tropenhyg. Bd. 12 p. 109—133. [Amerikanischer Ursprung der Syphilis (je mehr Indianerblut, desto leichter der Krankheitsverlauf).]

Saling, Theodor (1906): Demonstration von sog. „Silberspirochäten". Sitz.-Ber. Ges. nat. Freunde Berlin 1906 p. 247—351 1 Taf.

— (1906): Zur Kritik der Spirochaete pallida Schaud. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 41 p. 737—740, 812—816 2 Taf. 2 Fig.

— (1906): Zur Kritik der Spirochaete pallida Schaud. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 42 p. 38—42, 120—128 2 Taf. 2 Fig. [Sind Gewebsbestandteile, spez. Nervenfasern.]

— (1906/07): Kritische Betrachtungen über die sog. „Syphilisspirochäte". I. Die „Silberspirochäte". Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 43 p. 162—167, 233—237, 362—368 12 Fig.

— (1907): Spirochätenähnliche Spiralfasern (sog. „Silberspirochäten") im Gewebe eines Schweinefötus. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 44 p. 339—348 1 Taf. [Fall Karlinsky. Spirochäte nicht Luneserreger.]

— (1907): Das Resultat der viertägigen Spirochätendiskussion in der Berliner Mediz. Gesellschaft. Fortschr. Med. Jahrg. 25 p. 545—556.

Salmon, Paul (1908): L'arsenic dans la syphilis. Ann. Inst. Pasteur T. 22 p. 66—91.

Schaudinn, Fritz (1907): Zur Kenntnis der Spirochaeta pallida und anderer Spirochäten. Arb. k. Gesundheitsamt Bd. 26 p. 11—22 2 Taf.

Schellack, C. (1907): Morphologische Beiträge zur Kenntnis der europäischen, amerikanischen und afrikanischen Rekurrensspirochäten. Arb. k. Gesundheitsamt Berlin Bd. 27 p. 364—387 1 Taf. 3 Fig. [Gut geschiedene Arten

Digitized by Google

nach Serumreaktionen und morphologischen Merkmalen. Für amerikan. Form. „Spirochaeta Novyi" vorgeschlagen.]

Schreber, G. (1907): Über Spirochätenerkrankung. Zeitschr. Augenheilk. Bd. 17 p. 132—142.

— (1907): Über Spirochätenerkrankungen. (Ophthalm. Ges. Wien.) Klin. Monatsbl. Augenheilk. N. F. Bd. 3 p. 267. — Centralbl. prakt. Augenheilk. Jahrg. 31 p. 143—144.

Schereschewsky, J. (1907): Das Verhalten der Spirochaete pallida (Schaudinn) bei der Giemsafärbung. Centralbl. Bakt. Parasit. Bd. 45 Abt. 1 Orig. p. 91 94 1 Taf. 1 Fig.

— (1907): Zum Nachweis der Spirochaete pallida in Ausstrichen. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 462.

Schlimpert, Hans (1906): Pathologisch-anatomische Befunde an den Augen bei zwei Fällen von Lues congenita. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 32 p. 1942—1945. [Spärliches Vorkommen von Spirochäte etc.]

Schmorl, Georg (1907): Mitteilung zur Spirochätenfrage. (Ges. Nat.- u. Heilk. Dresden.) München. med. Wochenschr. Jahrg. 54 p. 188—189. — Discuss. p. 239—240. — Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 128.

— (1907): Die Färbung der Spirochaete pallida im Schnittpräparat nach Giemsa. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 876—878.

Schridde, Herm. (1906): Spirochätenbefunde in Organen und ihre Verwertung für die Diagnose und den Infektionsmodus der Syphilis. (Ärztl. Ver. Marburg.) München. med. Wochenschr. Jahrg. 53 p. 1892—1893.

Schüffner, W. (1907): Die Spirochaeta pertenuis und das klinische Bild der Framboesia tropica. München. med. Wochenschr. Jahrg. 54 p. 1364—1368.

Schüller, Max (1907): Über die protozoischen Parasiten bei Syphilis. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 43 p. 794—803 7 Fig. [Die einzelnen Phasen der Syphilis sind direkt an die verschiedenen Entwicklungsstadien protozoischer Parasiten gebunden, deren Überimpfung die Übertragung der Syphilis bedingt.]

Schulze, Walter (1907): Die „Silberspirochäten" in der Cornea. Klin. Monatsbl. Augenheilk. Bd. 3 p. 466—475 1 Taf. [Übertragbarkeit der Syphilis auf Kaninchen. Sog. „Silberspiroch." nicht als ausschließl. Spir. erwiesen (in nicht infiz. Cornea = Nervenendfibrillen).]

— (1907): Bemerkungen zu den Kaninchenangenimpfungen. Med. Klin. Jahrg. 3 p. 552—553.

—: cf. Pseudo-Protozoen.

Schuster, R. (1907): Der Nachweis der Spirochaete pallida, seine Bedeutung und praktische Verwertbarkeit für die Diagnose der Syphilis. (28. Balneolog. Kongr.) Berlin. Klin. Wochenschr. Jahrg. 44 p. 549–552. [Positiver Spirochätennachweis gestattet Diagnose Syphilis; negativer ist ohne Bedeutung.]

Siebert, W. (1907): Frambösie-Spirochäten im Gewebe. Arch. Schiffs-Tropenhyg. Bd. 11 p. 699—704 3 Fig.

— (1908): Studien über Spirochäten und Trypanosomen. Arch. Protistenk. Bd. 11 p. 363—371 4 Fig. [Verhalten gegenüber Reagentien.]

Siegel, J. (1907): Experimentelle Studien über Syphilis. I. Impfsyphilis der Affen. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 43 p. 569—586 2 Taf. 7 Fig. [Spirochäte kein Protozoon, sondern Bakterium, als solches unmöglich Syphiliserreger.]

Siegel, J. (1908): Einige ergänzende Bemerknngen zu meinem Aufsatz „Der Syphiliserreger" in Bd. 44 Heft 3–5 dieser Zeitschrift. Centralhl. Bakt. Parasit. Aht. 1 Orig. Bd. 46 p. 315—318.

—: cf. snb Psendo-Protozoen.

Spietschke (1907): Der gegenwärtige Stand der Lehre von der Syphilis. (Ärztl. Ver. Brünn.) Wien. klin. Wochenschr. Jahrg. 20 p. 683. — Wien. med. Wochenschr. Jahrg. 57 p. 1692.

Stenczel, Árpád (1906): Untersnchnngen über die Spirochaete pallida in den Krankheitsprodukten der erworbenen Syphilis. Wien. klin. Wochenschr. Jahrg. 19 p. 1586—1589.

— (1907): Nach der Pyridinmethode zur Darstellnng gebrachte Spirochäten. Wiss. Ver. Militärärzte Garnison Wien.) Wien. klin. Wochenschr. Jahrg. 20 p. 182. [Verschlingelnng zweier Spirochäten.]

Stephenson, Sydney (1907): A Series of Fonr Cases of Infantile Gangrene of the Cornea in Which the Treponema pallidum was Found. Lancet Vol. 173 p. 1811—1813.

Stern, M. (1907): Über den Nachweis der Spirochaete pallida im Ansstrich mittelst der Silbermethode. Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 44 p. 400.

Swellengrebel, N. H. (1907): Snr la cytologie des Spirochètes et des Spirilles. Ann. Inst. Pastenr. T. 21 p. 448—465, 562—586 2 pls 3 figs. [Rapprochement de Spiroch. halbianii et Sp. bnccalis des bactériacées.]

— (1908): Erwiderung auf die Arbeit des Herrn Dr. Hölling: „Spirillnm giganteum nnd Spirochaeta halbianii". Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 46 p. 1—3.

Tomaszewski, Egon (1907): Übertragung der experimentellen Angensyphilis des Kaninchens von Tier zu Tier. München. med. Wochenschr. Jahrg. 54 p. 1023—1026. [Nach intraoknlarer Impfung auftretende Corneaaffektion (parenchymatöse Keratitis) ist syphilitischer Natnr: Spirochäte nachgewiesen, Weiterimpfung erfolgreich. Syphilitische Natur der Irisveränderungen dagegen nicht hewiesen; weder Spirochäten noch Impferfolg.]

Trautmann, R.: cf. snb Euflagellata.

Treutlein (1906): Demonstration von Spirochäten. Sitz.-Ber. phys.-med. Ges. Würzhurg 1906 p. 17–18.

Uhlenhuth, P. nnd Gross (1907): Untersnchnngen über die Wirkung des Atoxyls auf die Spirillose der Hühner. Arh. Gesnndheitsamt Berlin Bd 27 p. 231—255. [Atoxyl wirkt hemmend auf Vermehrung der Parasiten, beschlennigend auf Bildung von Schntzstoffen, anregend auf Phagocytose.]

Uhlenhuth, P. nnd Haendel (1907): Vergleichende Untersnchungen über die Spirochäten der in Afrika, Amerika und Europa vorkommenden Rekurrenserkrankungen. Arb. k. Gesnndheitsamt Bd. 26 p. 1—10 1 Taf.

Uhlenhuth, P., E. Hoffmann nnd O. Weidanz (1907): Über die präventive Wirknng des Atoxyls bei experimenteller Affen- und Kaninchensyphilis. Dentsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 1590—1592.

Vörner, Hans (1907): Über wechselndes Vorkommen der Lnesspirochäte. München. med. Wochenschr. Jahrg. 54 p. 2330.

Volpino, Guido: cf. sub Mikroskopische Technik.

Wellman, F. Creighton (1907): On the Morphology of the Spirochaetae found in Yaws Papules. Arch. Schiffs-Tropenhyg. Bd. 11 p. 545—547 3 figs. [Spir.

pertennis Cast. morphologically not distinguisbable from pallida (but of specific rank by virtue of patbological effect).]

Wenyon, C. M. (1906): Spirochaetae in Mice. Lancet. Vol. 171 p. 954.

Wersilowa, Marie (1906): Zur Lebre der bereditären Sypbilis. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 42 p. 513—518 6 Fig.

White, William Charles and F. Proescher (1908): On tbe Presence of Spirochaeta in Psendolencaemia, Acute Lympbatic Lencaemia and Lympbosarcoma. New York med. Journ. Vol. 87 p. 9—11 5 figs.

Wolff, Max (1907): Nochmals zur Pallida-Kritik des Herrn Saling. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 43 p. 803–806.

— (1907): Eine Entgegnung auf die Pallida-Kritik von Herrn Saling. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 43 p. 156—161, 222—229. — Erwiderung anf den vorstehenden Artikel des Herrn Wolff, betr. die Spirochätenfrage, von Theodor Saling p. 229—233.

— (1907): Spirochaete polyspira (Treponema polyspirum) n. sp. (Vorläufige Mitteilung.) Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 2 Bd. 18 p. 448—455 2 Taf. [In Kulturen von Planosarcina Scbaudinni (Kartoffelfänlebakterien). Wächst ancb anf gewöhnlicben Nährböden.]

Zabel, A. (1907): Spirocbaete pallida in Ausstrichen formalinfixierter Organe. Med. Klin. Jahrg. 3 p. 580—582.

Zabolotny, D. (1907): Beobacbtungen über Beweglichkeit nnd Agglntination der Spirocbaete pallida. Centralbl. Pakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 44 p. 532—534 5 Fig.

Zettnow, E. (1908): Über Swellengrebel's Cbromatinbänder in Spirillnm volutans. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 46 p. 193—195.

Zieler, K. (1907): Znr Diskussion über die Spirocbätenfrage. (Berlin. med. Ges.) Berlin. klin. Wochenscbr. Jahrg. 44 p. 587. [Bericbtigung.]

Zweig, A. (1908): Versncbe mit Tiodin und Atoxyl bei metasypbilitischen Erkranknngen des Zentralnervensystems. Dentsch. med. Wocbenschr. Jahrg. 34 p. 457—459.

II. *Leishman-Donovan-Körper.*

(Fraglicb, ob zn den Hämosporidien oder Trypanosomen gehörig. Hier die Literatur über Kala-Azar, Splenomegalie, Orientbeule, Aleppobenle usw.)

Bassett-Smith, P. W. (1908): Kala-Azar. (Soc. tropic. Med. Hyg.) Lancet Vol. 174 p. 719. [Atoxyl treatment.]

Brahmachari, U. N. (1908): Sporadic Kala-Azar in Calcntta, with Notes of a Case Treated with Atoxyl. Brit. med. Jonrn. 1908 Vol. 1 p. 1286—1287 2 figs.

Daland, Judson (1907): Assam Fever or Leishman-Donovan Disease. Boston. med. snrg. Jonrn. Vol. 157 p. 154. [Specific to Kala-Azar.]

Fourneau, Ernest: cf. snb Spirocbäten.

Füllebobn, F. (1907): Über die Kala-Azar (tropiscbe Splenomegalie) genannte Krankbeit; mit Demonstration von Präparaten. Verh. Ges. deutsch. Naturf. Ärzte Vers. 78 Tl. 2 Hälfte 2 p. 390—391, Dlsknss. p. 391—392. [Erreger: Leishmania donovani.]

— (1907): Kala-Azar. (Biol. Abt. ärztl. Ver. Hamburg.) München. med. Wochenschr. Jahrg. 54 p. 442. [L. donovani.]

Martini (1907): Kala-Azar (fieberhafte tropische Splenomegalie) bei einem Schantung-Chinesen. Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 44 p. 1042—1044 4 Fig. [Leishman-Donovan-Körperchen.]

Rogers, Leonard (1907): The Milroy Lectures on Kala-Azar, Delivered before the Royal College of Physicians of London. Brit. med. Journ. 1907 Vol. 1 p. 557—562 1 fig. [Leishmania n. g. donovani n. sp. Ross, transmitted by bedbugs.]

— (1907): Kala-Azar, its Differentiation and its Epidemiology. III. The Life History of the Parasite, Mode of Infection, and Prophylaxis. Lancet Vol. 172 p. 643—648 1 fig.

III. *Diverse.*

(Andere Protozoen, die zurzeit im System nicht sicher untergebracht werden können.)

Ellermann, V. (1907): Über kleinste Mikroorganismen im menschlichen Speichel. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 44 p. 160—164 3 Fig. [Protozoen.]

Halberstaedter, Ludwig und S. v. Prowazek (1907): Über Zelleinschlüsse parasitärer Natur beim Trachom. Arb. k. Gesundheitsamt Bd. 26 p. 44—47 3 Fig. [Chlamydozoa n. Gruppe.]

Keysselitz, G. (1908): Über ein Epithelioma der Barben. Arch. Protistenk. Bd. 11 p. 326—333 2 Taf.

Löwenstein, C. (1907): Über protozoenartige Gebilde in den Organen von Kindern. (Vorläufige Mitteilung.) Centralbl. allg. Path. path. Anat. Bd. 18 p. 513—518. [Besonders in Parotis (Coccidien?). Pathogenetische Bedeutung fraglich. Kein Zusammenhang mit Lues.]

Prowazek, S. v. (1907): Chlamydozoa. Arch. Protistenk. Bd. 10 p. 336—364 13 Fig. [Pathogene Mikroorganismen, nach biologischem Verhalten den Protozoen näher stehend als den Bakterien.]

Stargardt (1907): Zur Ätiologie der sympathischen Ophthalmie. — Über Protozoen im Auge. (Physiol. Ver. Kiel.) München. med. Wochenschr. Jahrg. 54 p. 443.

Pseudo-Protozoen?

(Hier Literatur über die fraglichen Erreger der Vaccine, Variola, Lyssa, Scharlach, Maul- und Klauenseuche, Syphilis, der perniciösen Geschwülste usw., soweit sie von den Autoren für Protozoen gehalten werden.)

Aldershoff, H. et C. M. Broers (1906): Contribution à l'étude des corps intra-épithéliaux de Guarnieri. Ann. Inst. Pasteur T. 20 p. 779—784 1 pl.

Ashburn, P. M. and Charles F. Craig (1908): A Comparative Study of Tsutsugamushi Disease and Spotted or Tick Fever of Montana. Philippine Journ. Sc. Vol. 3 p. 1—29 7 figs. [Carriers: Acarina. (Tick Fever: Dermacenter occidentalis, Tsutsugamushi: larval form of a Trombidium). Causative organisms: not known as yet (probably protozoon blood parasites).]

Ernst (1907): Demonstration der Negri'schen Wutparasiten aus dem Centralnervensystem des Hundes. Sitz.-Ber. Ges. Morphol. Physiol. München Bd. 22 p. 64—69 4 Fig.

de Korté, W. E. (1906): The Virus of Small-Pox and Vaccinia. Brit. med. Journ. 1906 Vol. 2 p. 1576—1577.

Mühlens, P. und M. Hartmann (1906): Zur Kenntnis des Vaccineerregers. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 41 p. 203—210, 338—343, 435—440 1 Taf.

— — (1907): Berichtigungen zu der Publikation Siegel's „Zur Kritik der bisherigen Cytorrhyctesarbeiten". Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 43 p. 153—155.

— — (1907): Was wissen wir über den Vaccineerreger? Berichtigungen zu den Bemerkungen Siegel's in Nr. 52 Jahrg. 1906 d. Wochenschr. München. med. Wochenschr. Jahrg. 54 p. 223—224.

Ogata, M. (1906): Vorläufige Mitteilung über die Ätiologie der Tstntsugamushi-(Kedani-)Krankheit (Überschwemmungsfieber nach Baelz). Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 36 p. 1828—1830 1868—1870 8 Fig. [Sporozoenartige Protozoen, Reinkultur hiervon. Tsutsugamushisporozoa (Kedanisporozoa).]

Ogata, M. und K. Ishiwara (1907): Mitteilung über die Ätiologie der Tsutsugamnshi-(Kedani-)Krankheit. (Überschwemmungsfieber nach Baelz.) Mitt. med. Fac. Univ. Tokyo Bd. 7 p. 205—285 7 Taf.

— — (1907): Zweite Mitteilung über die Ätiologie der Tsutsugamnshikrankheit. (Überschwemmungsfieber von Baelz.) Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 1331—1333 20 Fig. [Entwicklungsstadien des Parasiten.]

Saul, E. (1906): Untersuchungen zur Ätiologie der Tumoren. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 42 p. 518—526 13 Fig. [Parasitäre Protozoen.]

Schuberg, A. (1906): Zur Beurteilung der nach O. Schmidt in malignen Tumoren auftretenden protozoenähnlichen Microorganismen. München. med. Wochenschr. Jahrg. 53 p. 2159—2160. [Negativ.]

Schüller, Max (1907): Die Ursache der Krebs- und Sarkomwucherung beim Menschen. Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 44 p. 239—241 5 Fig.

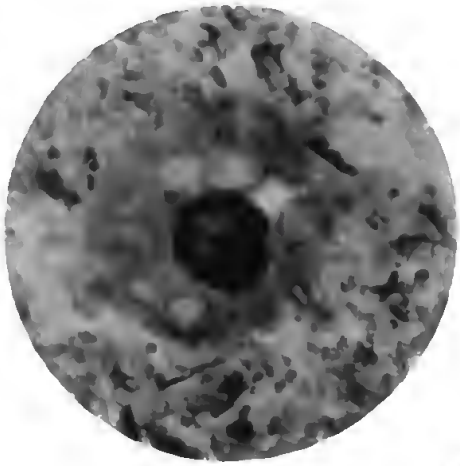
Schulze, Walter (1906): Zur Frage der Silberspirochäte. Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 43 p. 1654—1657. [Spir. und Cytorrhyctes.]

Siegel, J. (1906): Zur Kritik der bisherigen Cytorrhyctesarbeiten. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 42 p. 128—132, 225—230, 321—325.

— (1906): Was wissen wir über den Vakzineerreger? München. med. Wochenschr. Jahrg. 53 p. 2574—2575. Antwort von Paschen p. 2575.

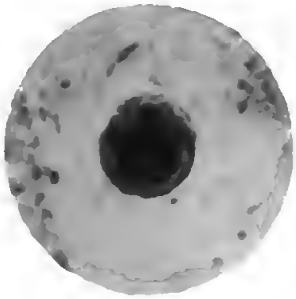
— (1907): Experimentelle Studien über Syphilis. II. Der Erreger der Syphilis. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 45 p. 218—230, 301—320, 404—416 5 Taf. 4 Fig. [Spirochäten und Bakterien. Erreger der Syphilis wahrscheinlich Cytorrhyctes luis. (Syphilis nicht Spirochaetose, sondern akutes Exanthem.) Immunisierung von Pavianen gegen Syphilisimpfung.]

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a/S.

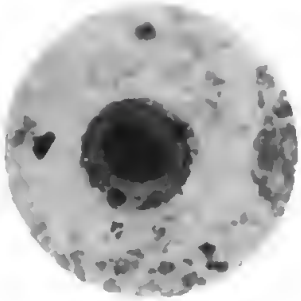


1

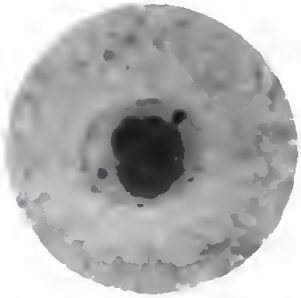
2



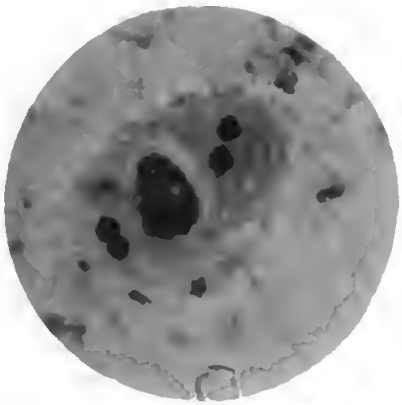
4



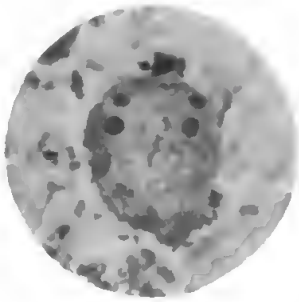
5



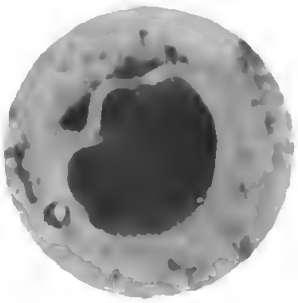
6



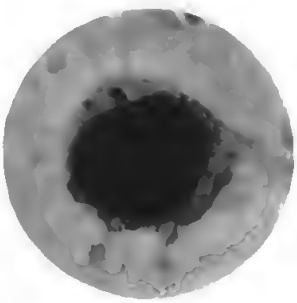
7



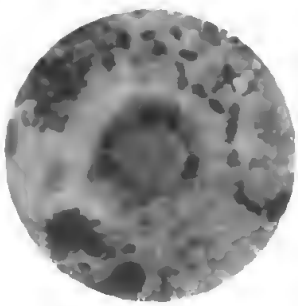
8



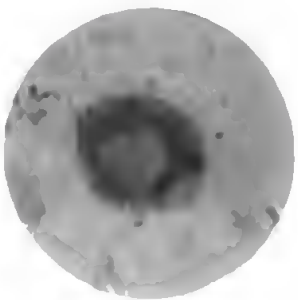
9



3



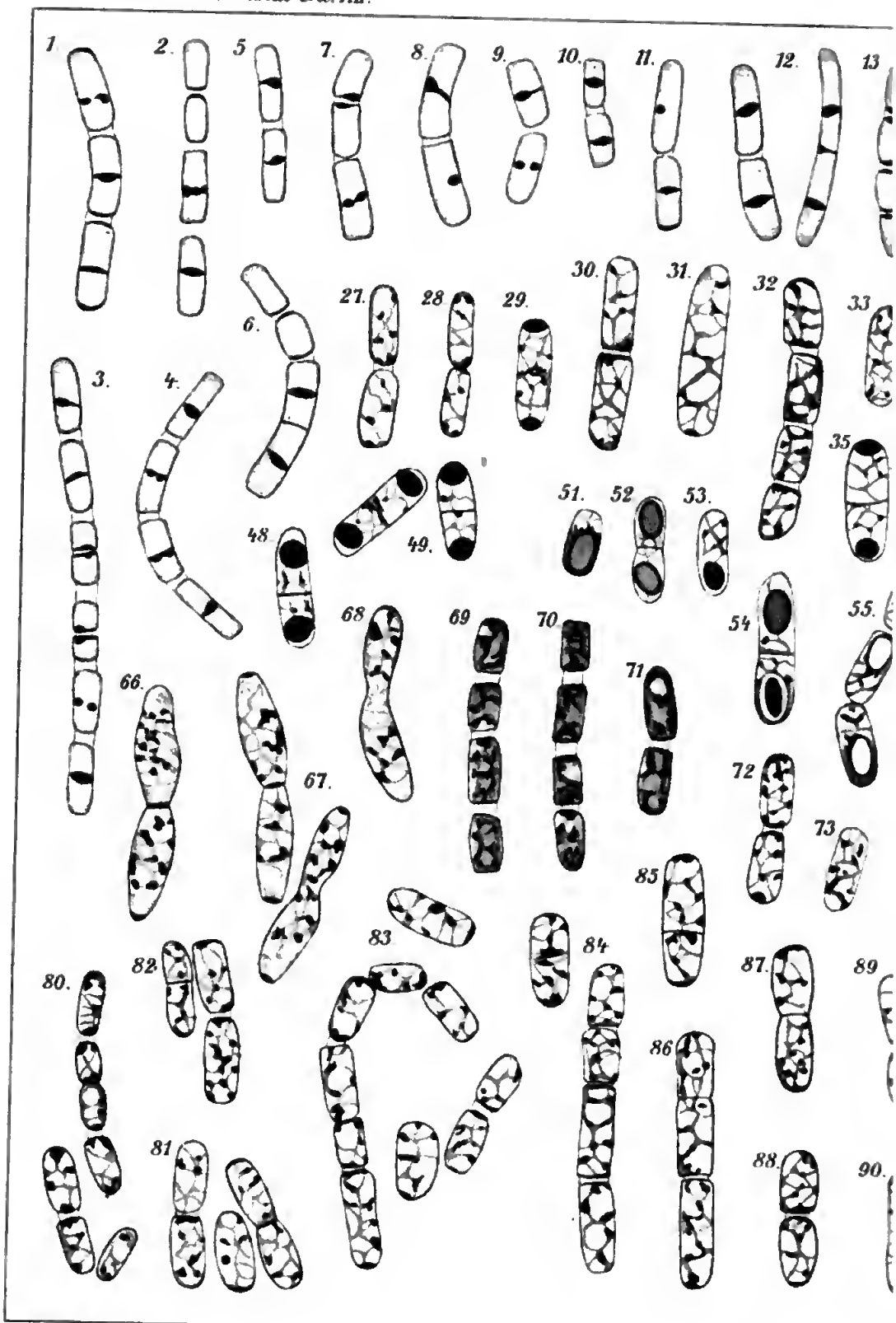
10



11

Prowazek u. Bohne.

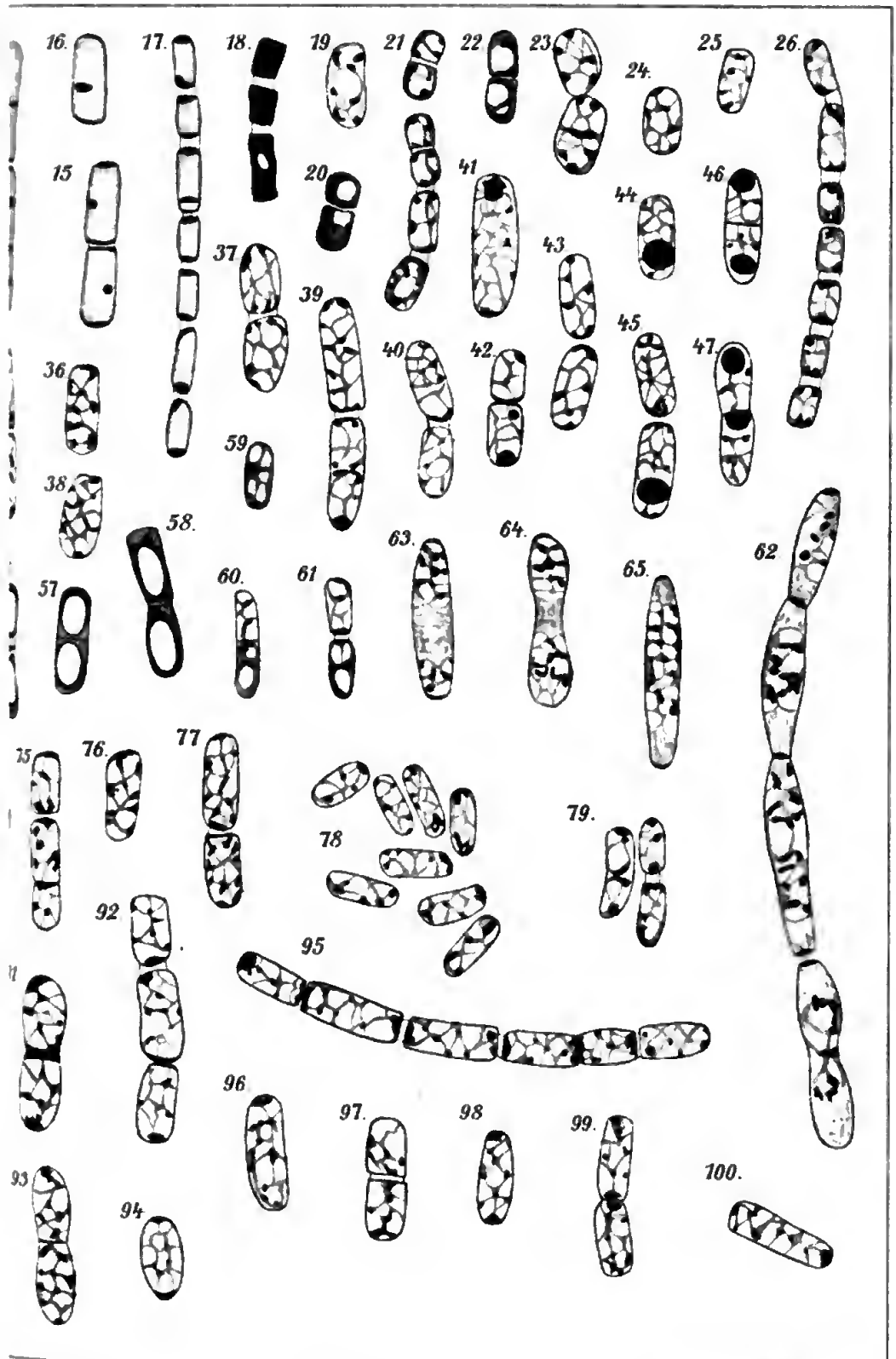
Verlag von Gustav Fischer in Jena.



Guilliermond gez.

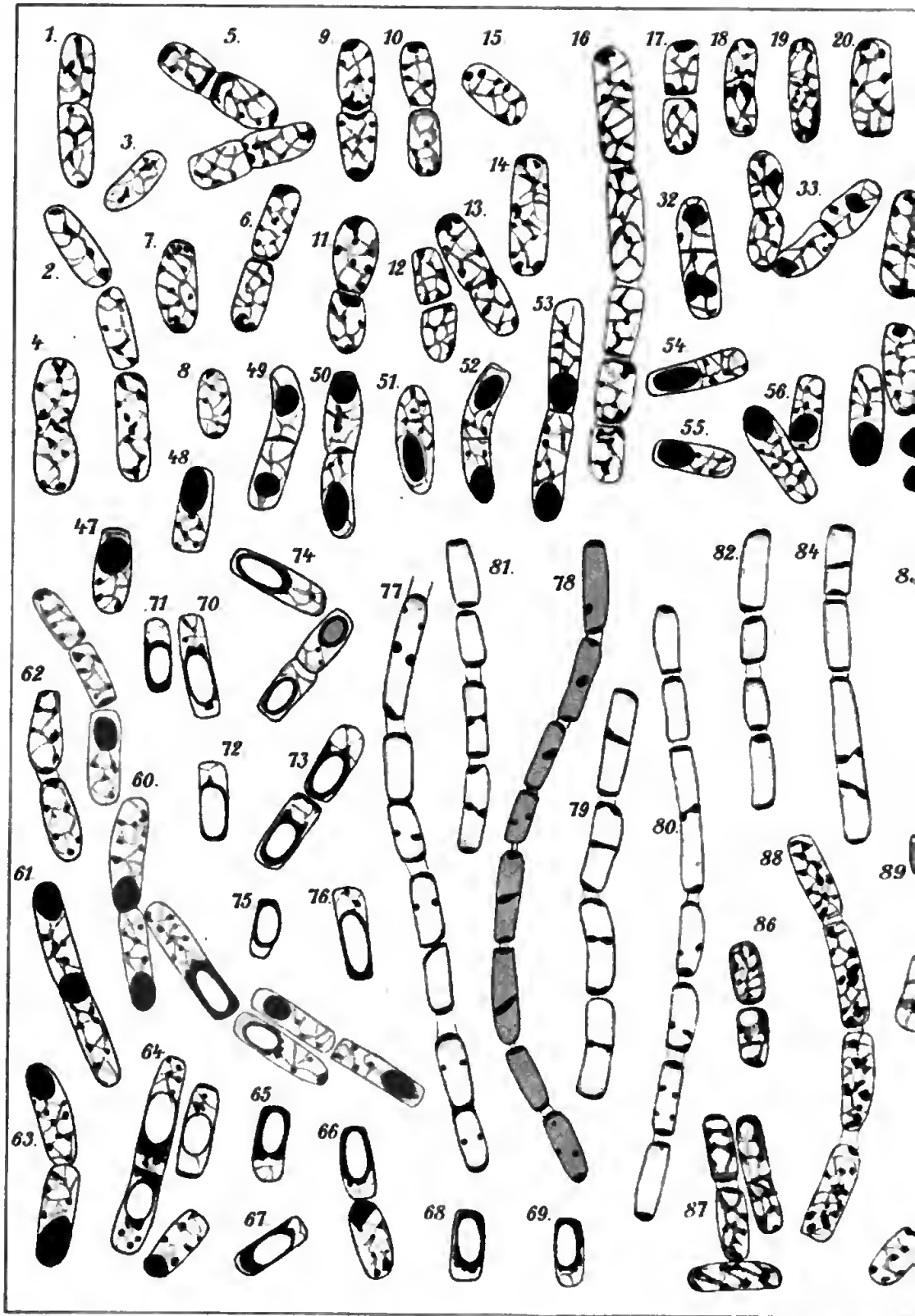
Verlag von Gus

Taf. 2.



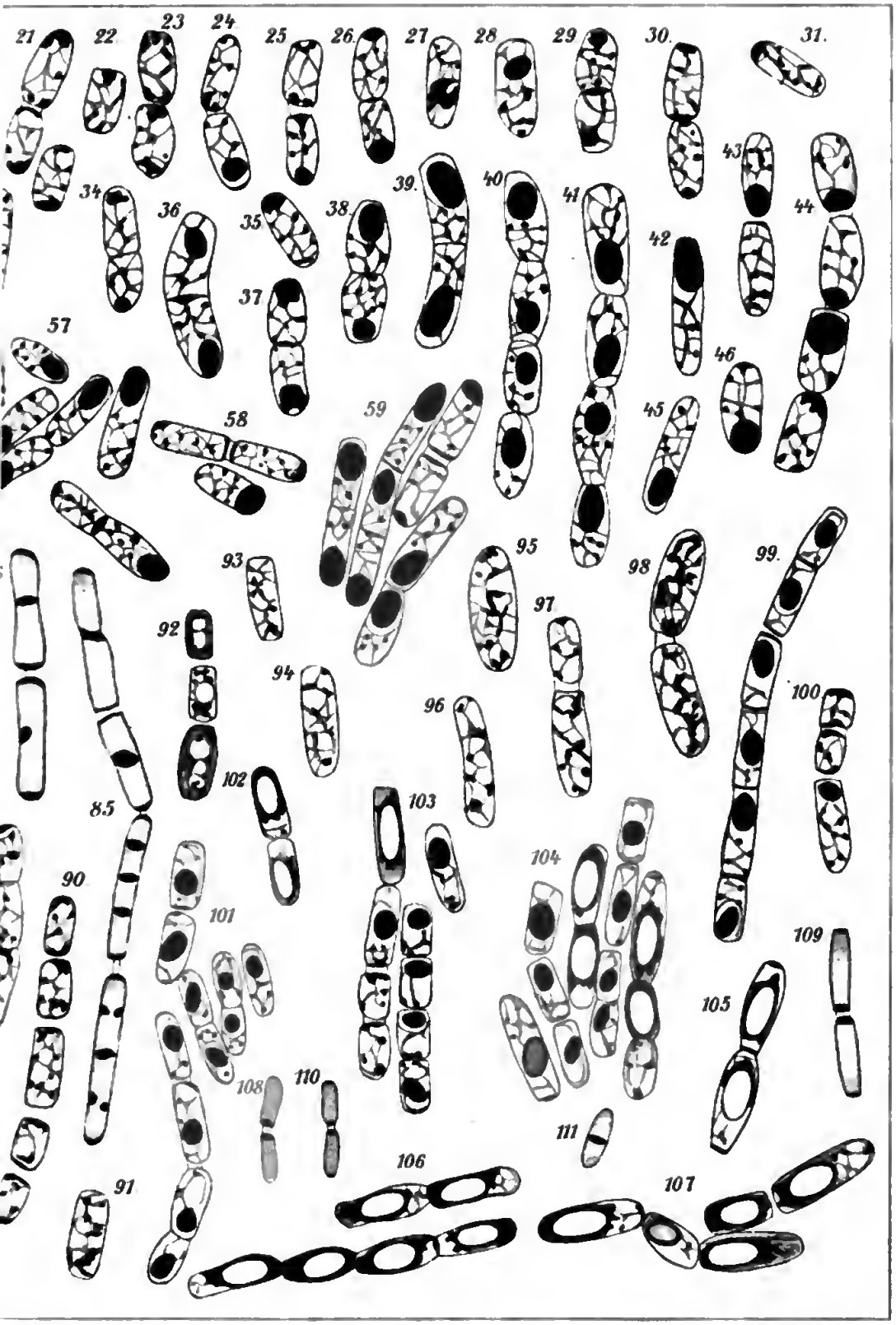
cher in Jena.

Lith Anst v Johannes Arndt, Jena.



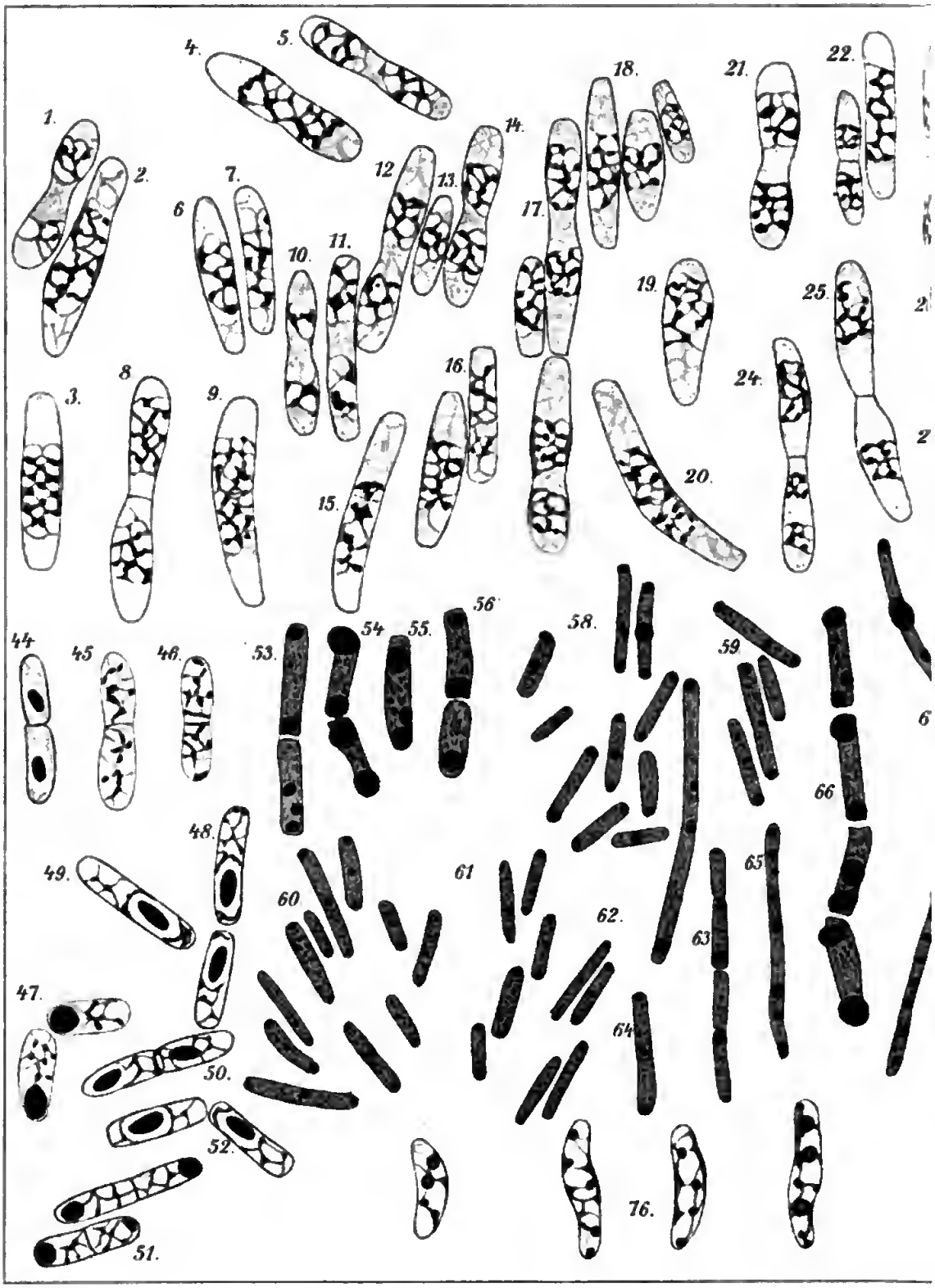
Guilliermond gez

Verlag von Gusta v



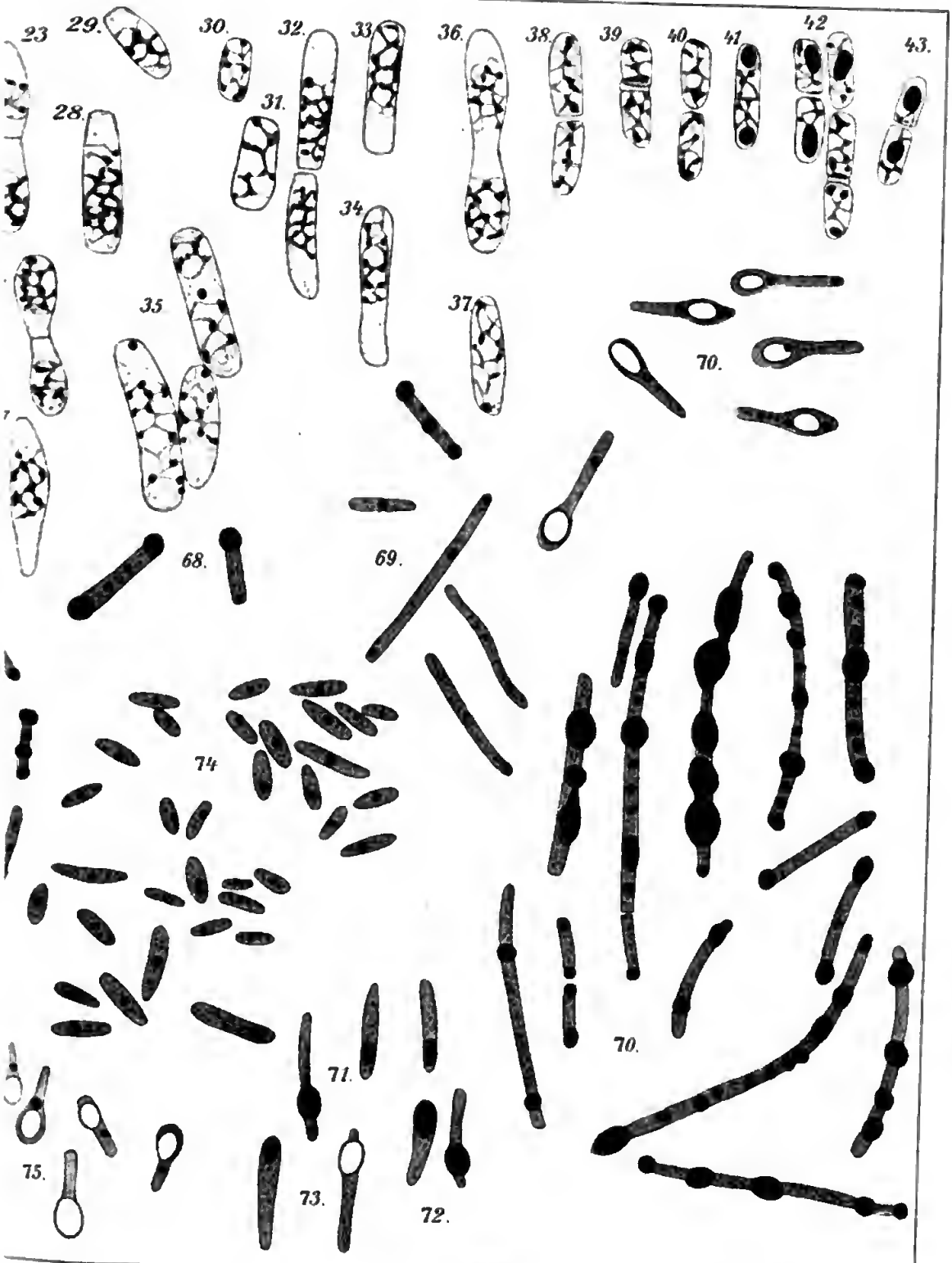
ischer in Jena

Lith Anst v Johannes Arndt, Jena.



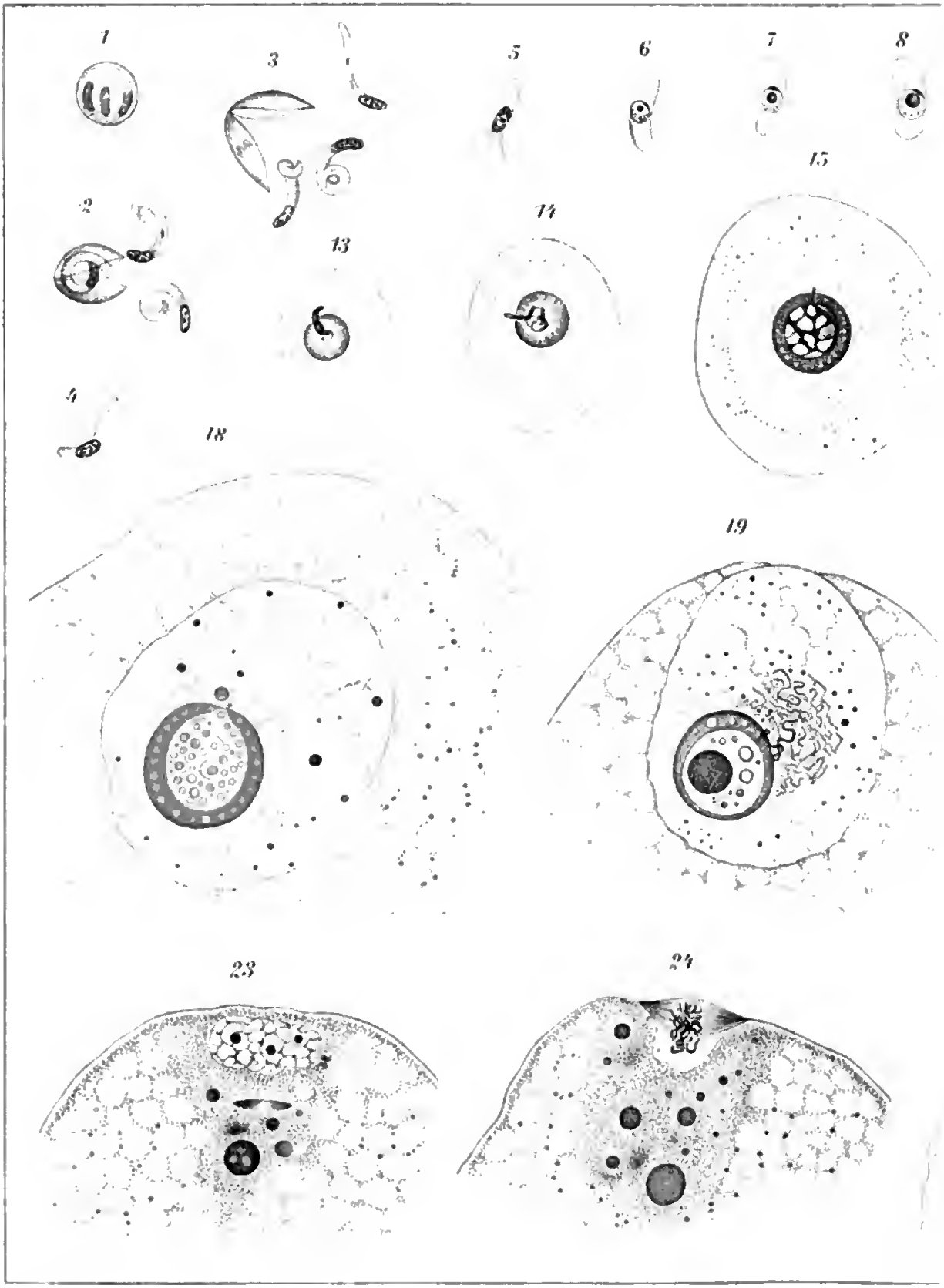
Guilliermond gez

Verlag von Gusta

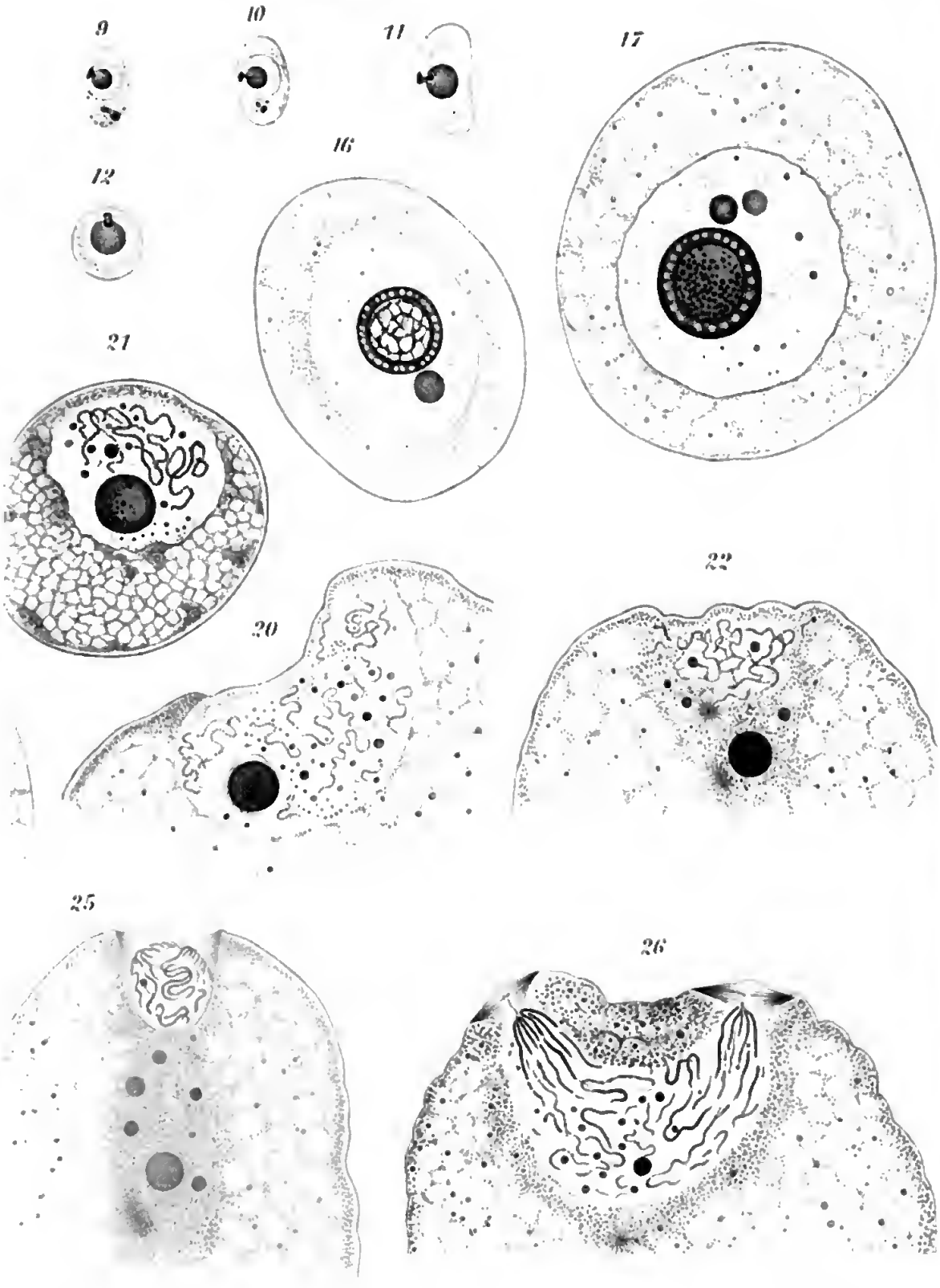


Fischer m. Jena

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

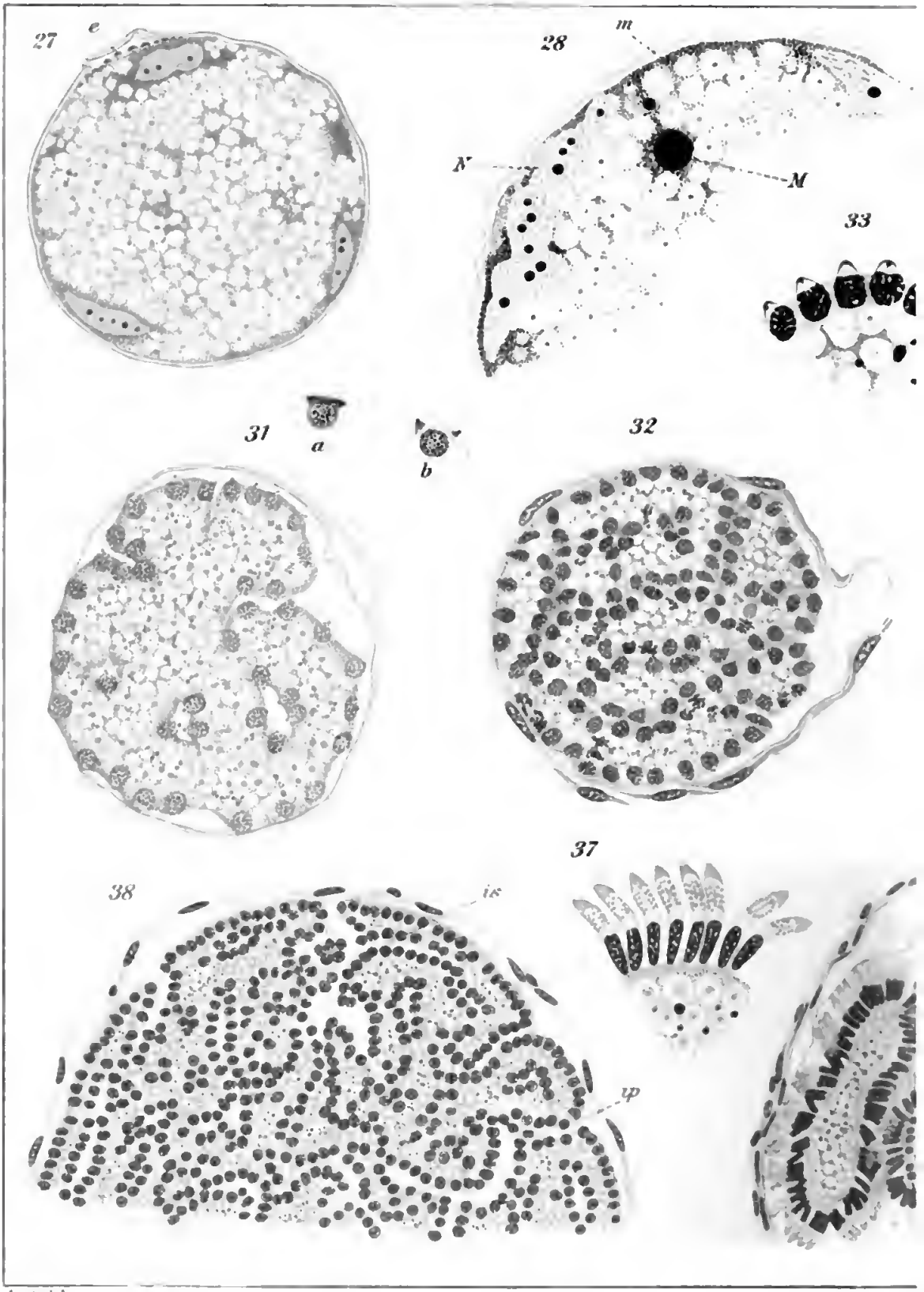


Digitized by Google



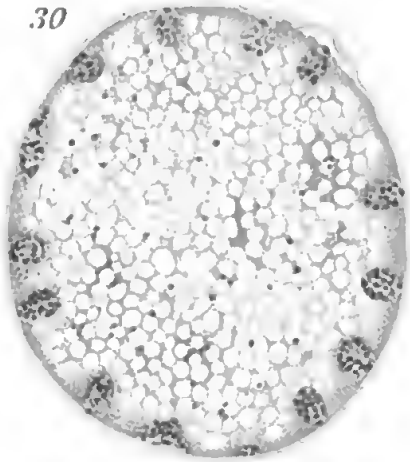
Fischer, [illegible]

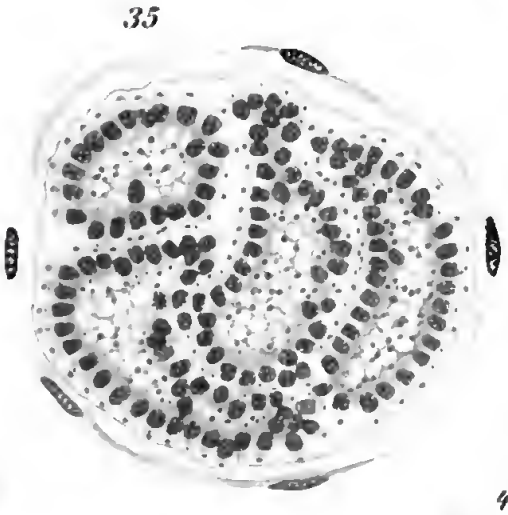
Digitized by Google

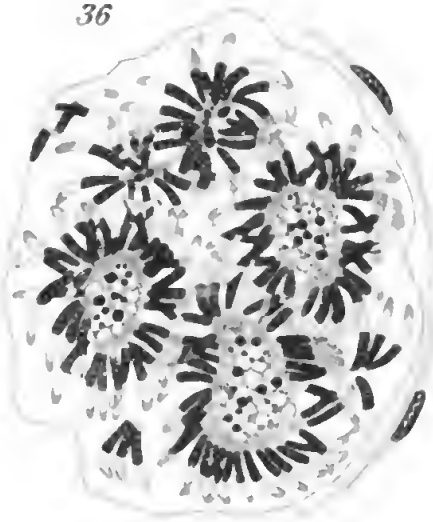


Auct. del

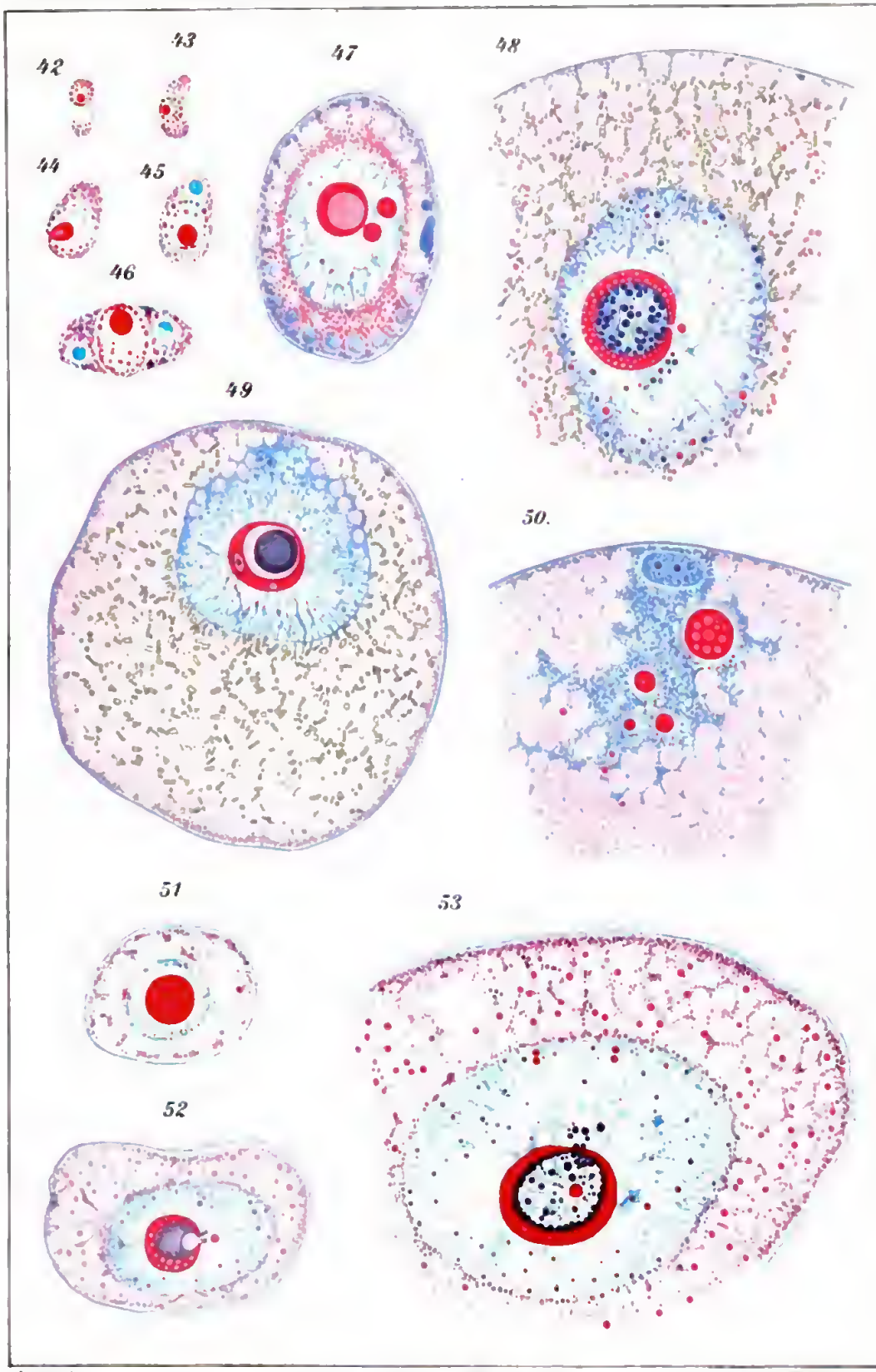
Verlag v. Gusta



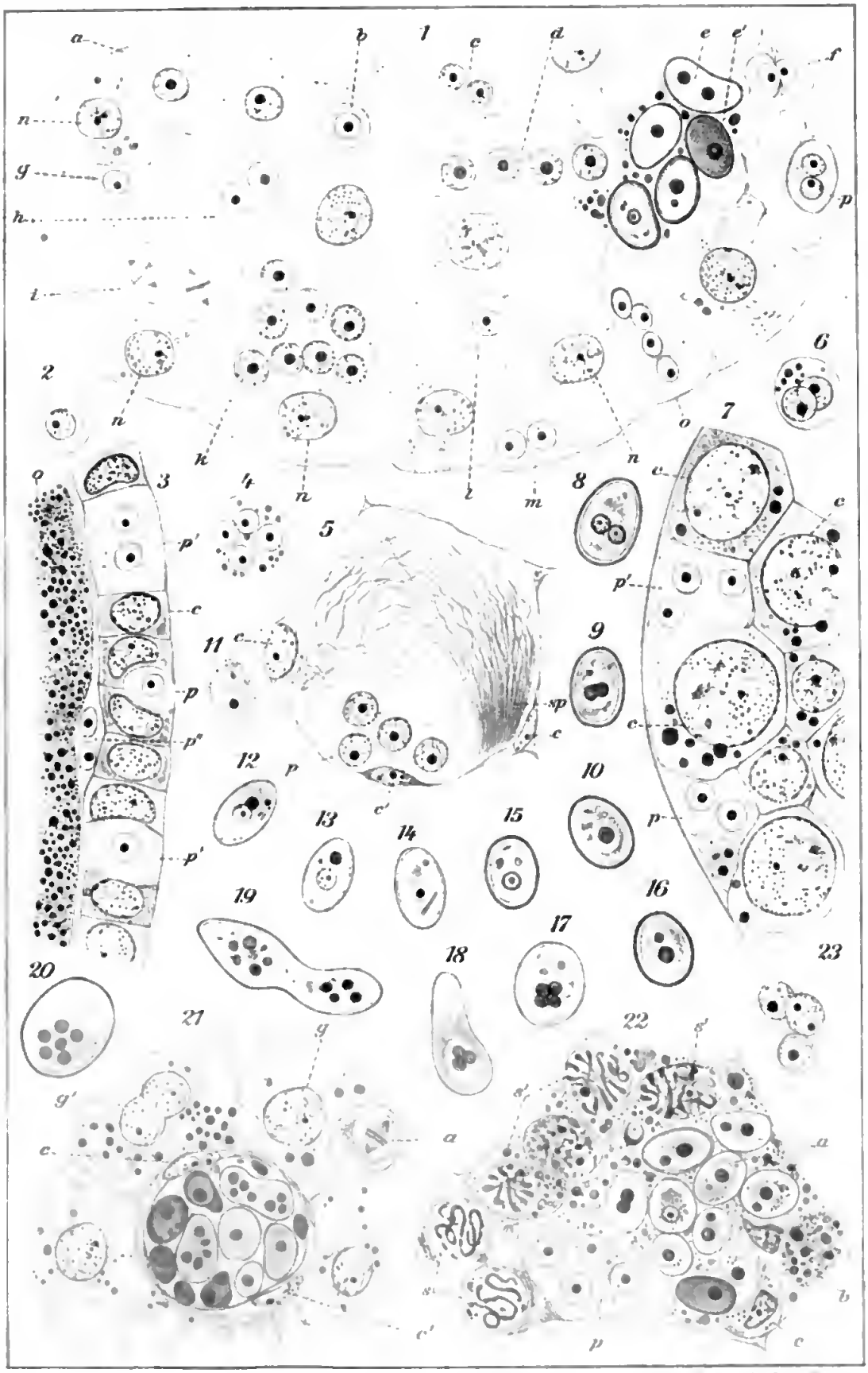




Digitized by Google

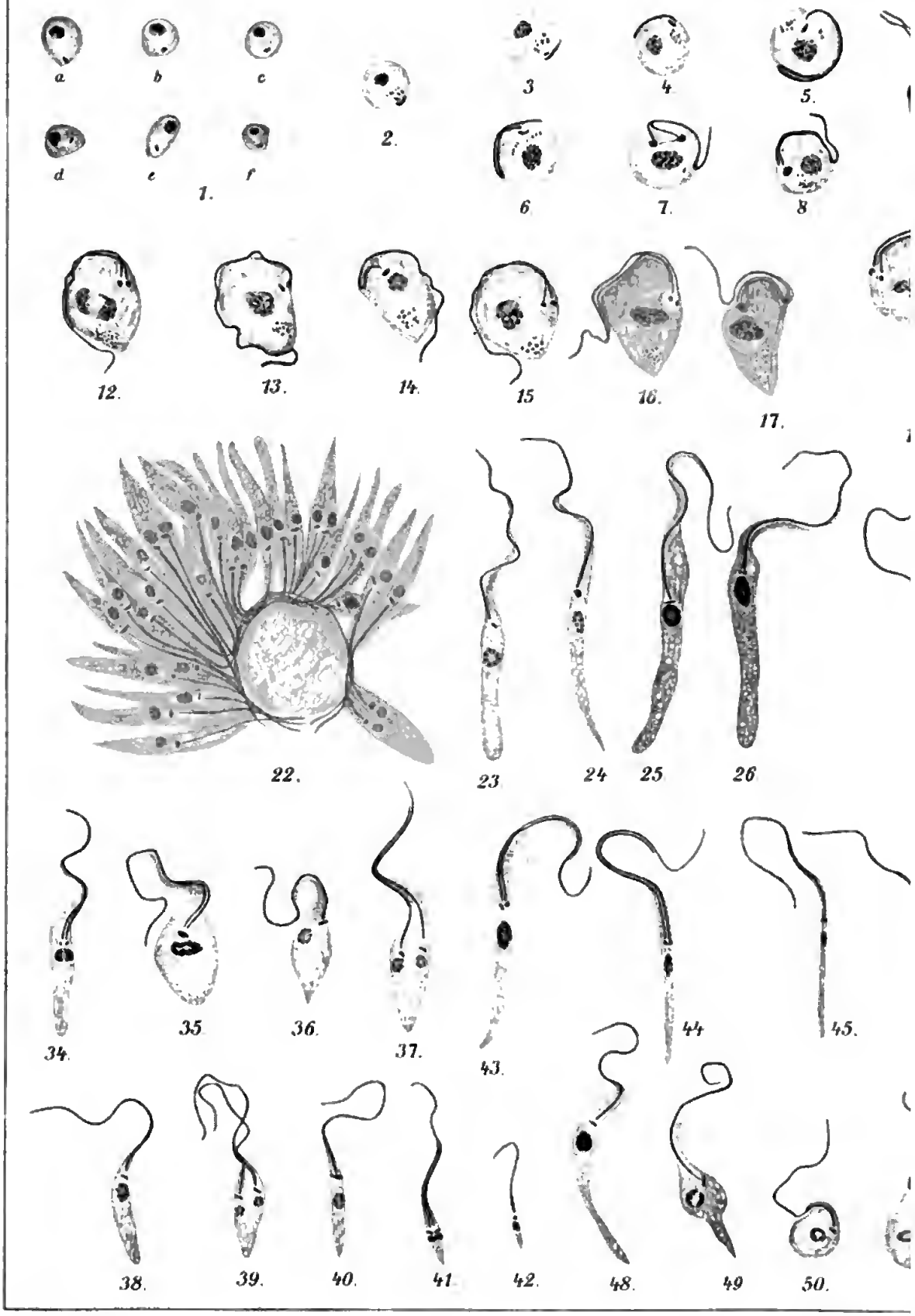


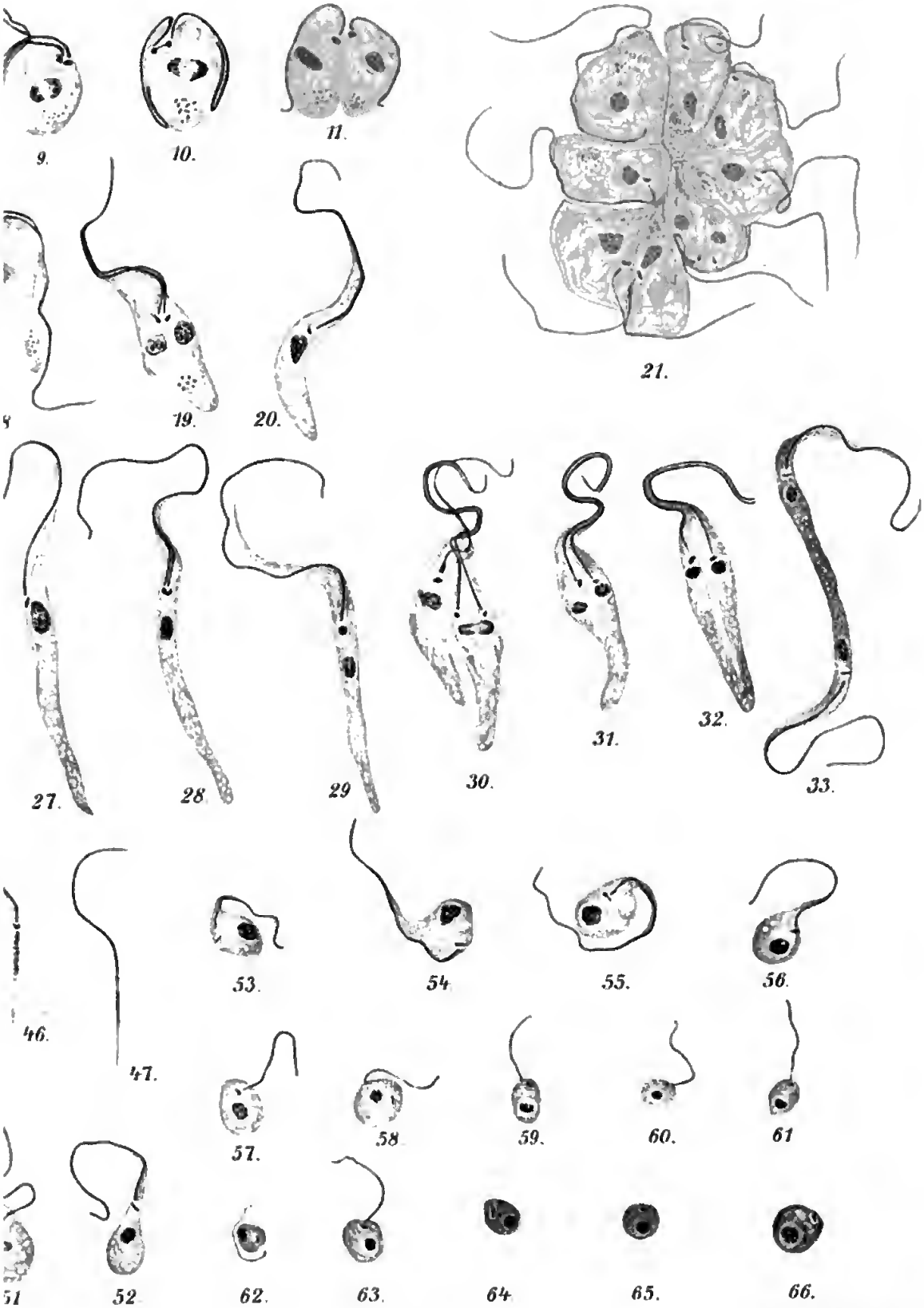
Auct. del. Verlag v. Gustav Fischer, Jena Lith. Anst. v. E. A. ... Leipzig



Léger del
Verlag v. Gustav Fischer, Jena
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

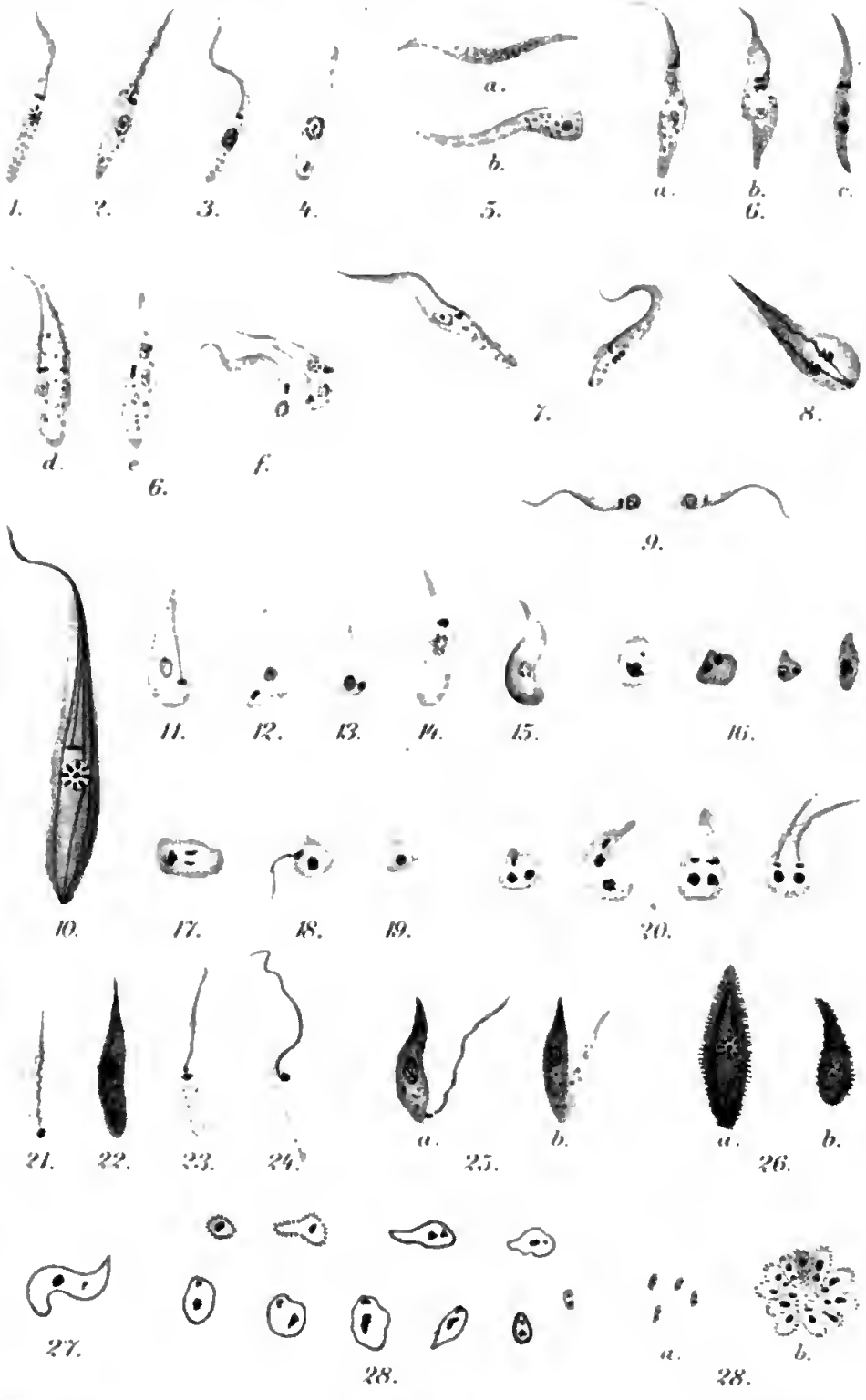
Digitized by Google


a
b
c
d
e
f
1.
2.
3
4
5.
6
7.
8
12.
13.
14.
15
16.
17.
22.
23
24
25
26
34.
35
36.
37.
43.
44
45.
38.
39.
40.
41
42.
48.
49
50.

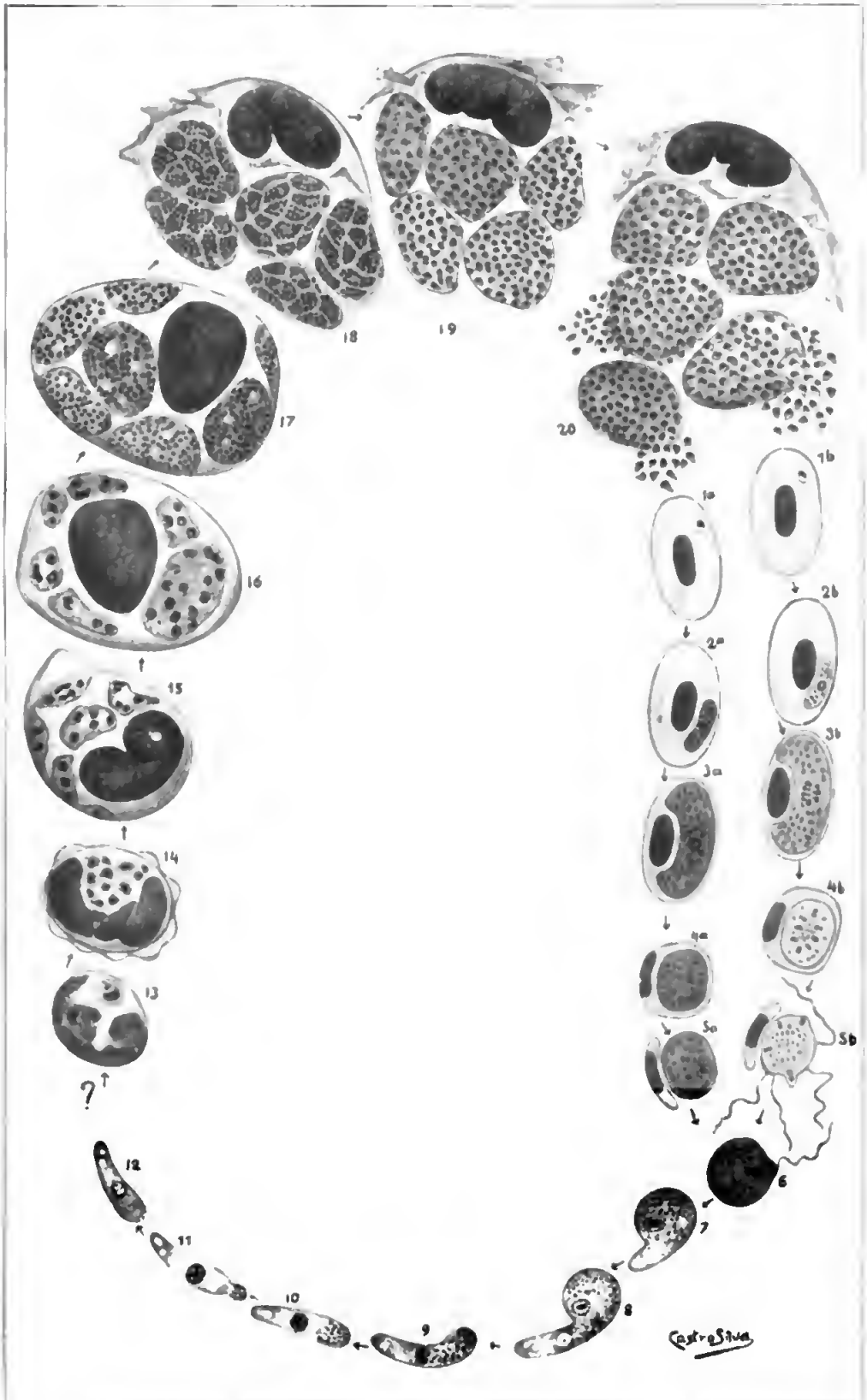


Fischer in Jena.

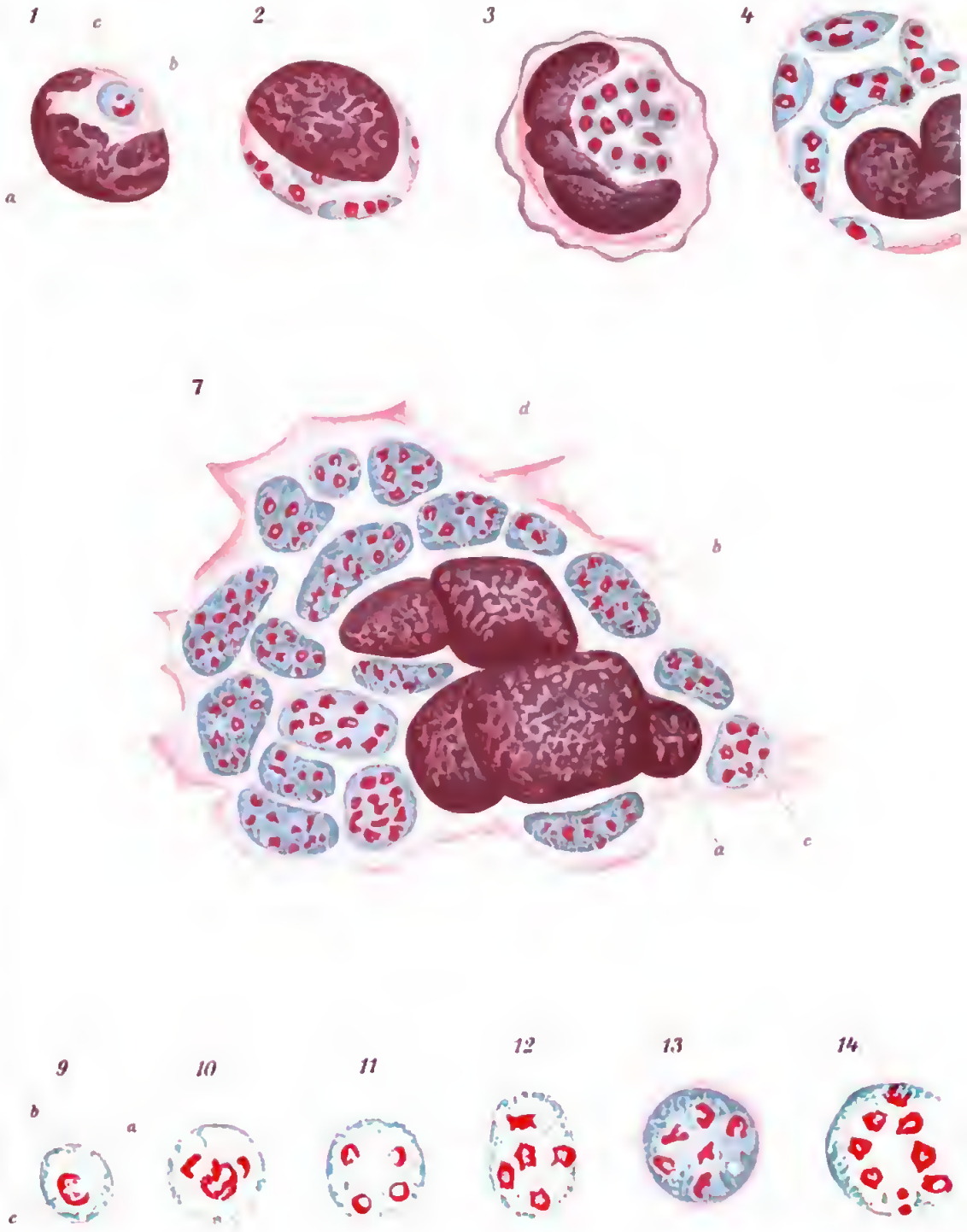
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



Verlag v. Gustav Fischer.

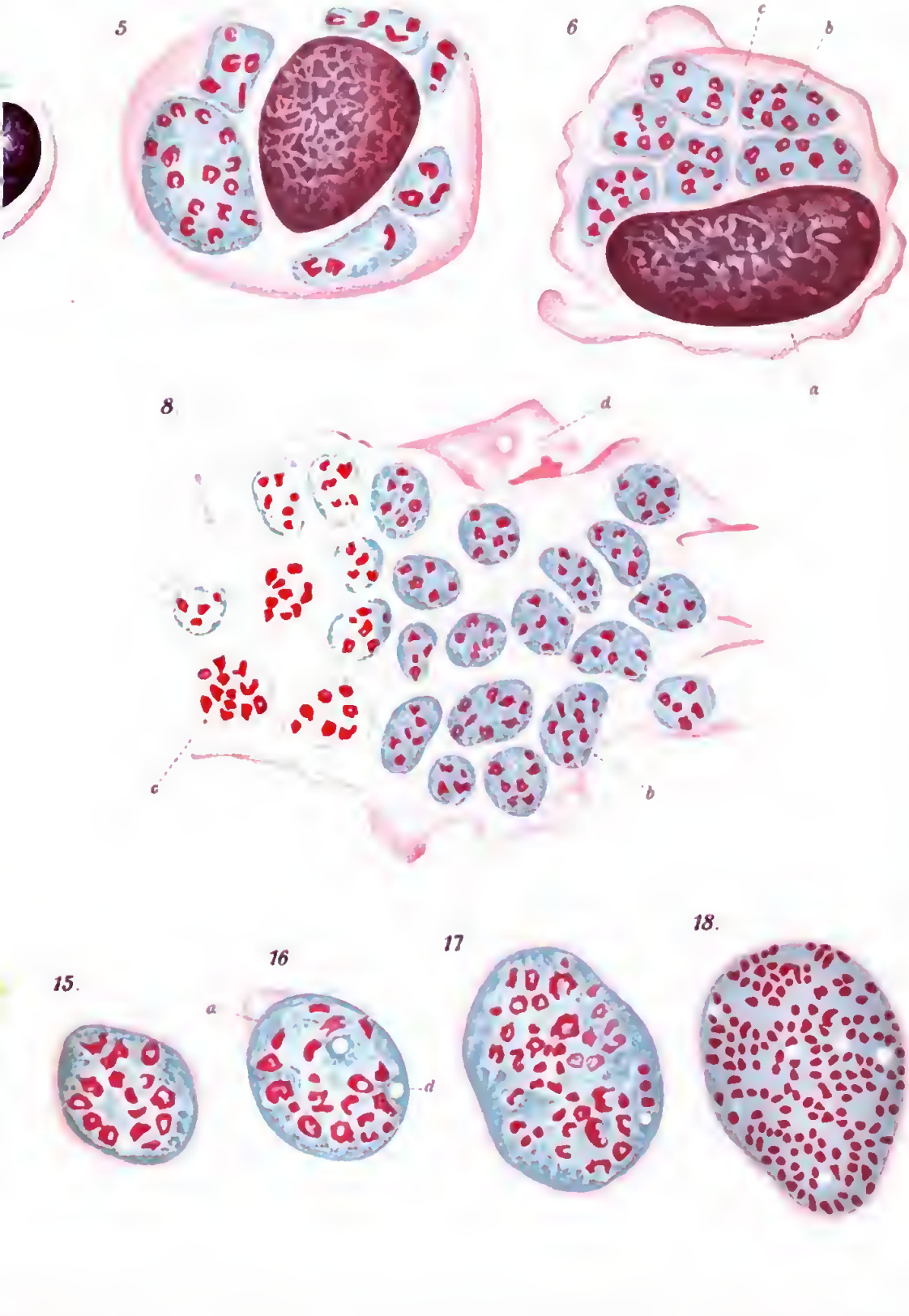


Aragao. Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.**



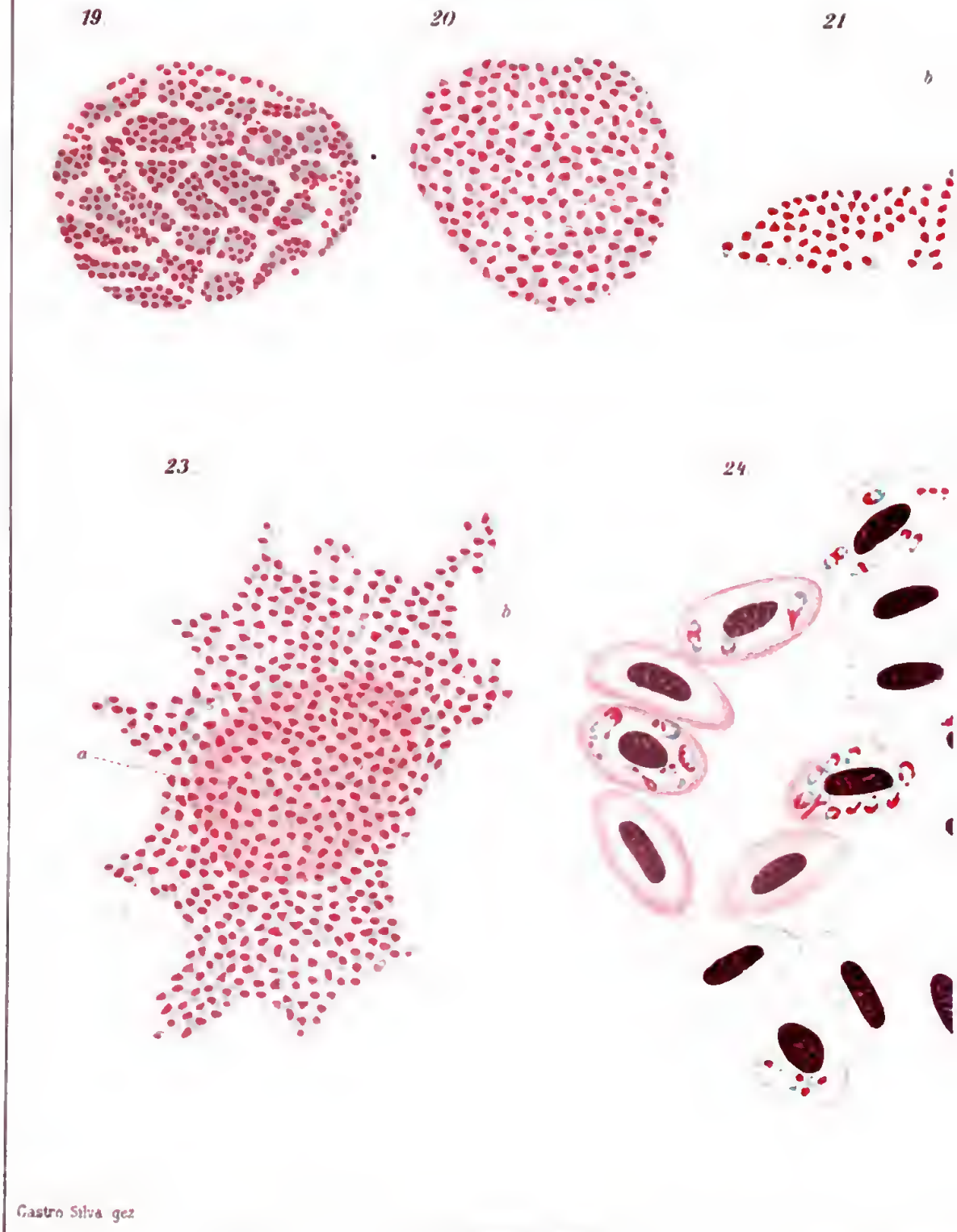
Castro Silva gez

Digitized by Google



Fischer in Jena.

Lith Anst v Johannes Arndt Jena

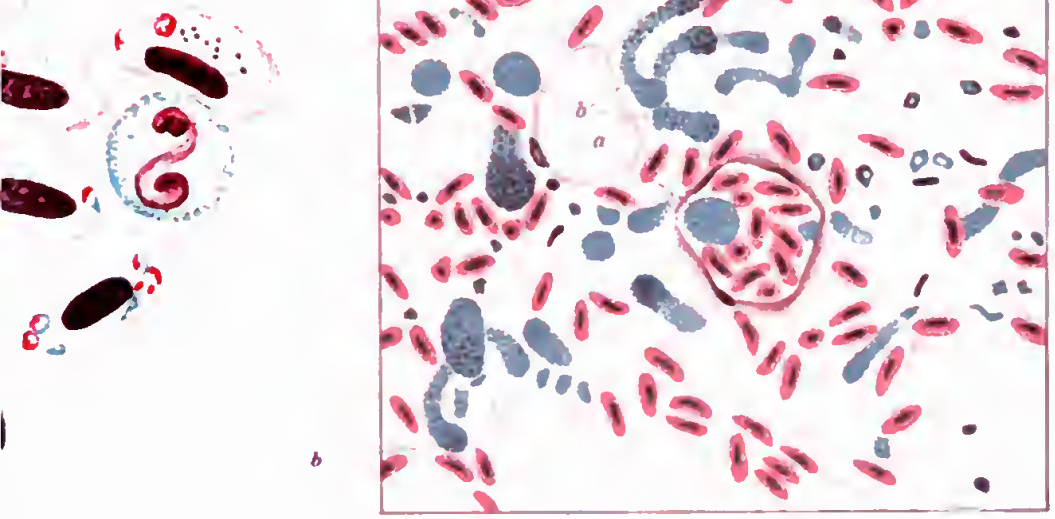


Castro Silva gez

Digitized by Google

22

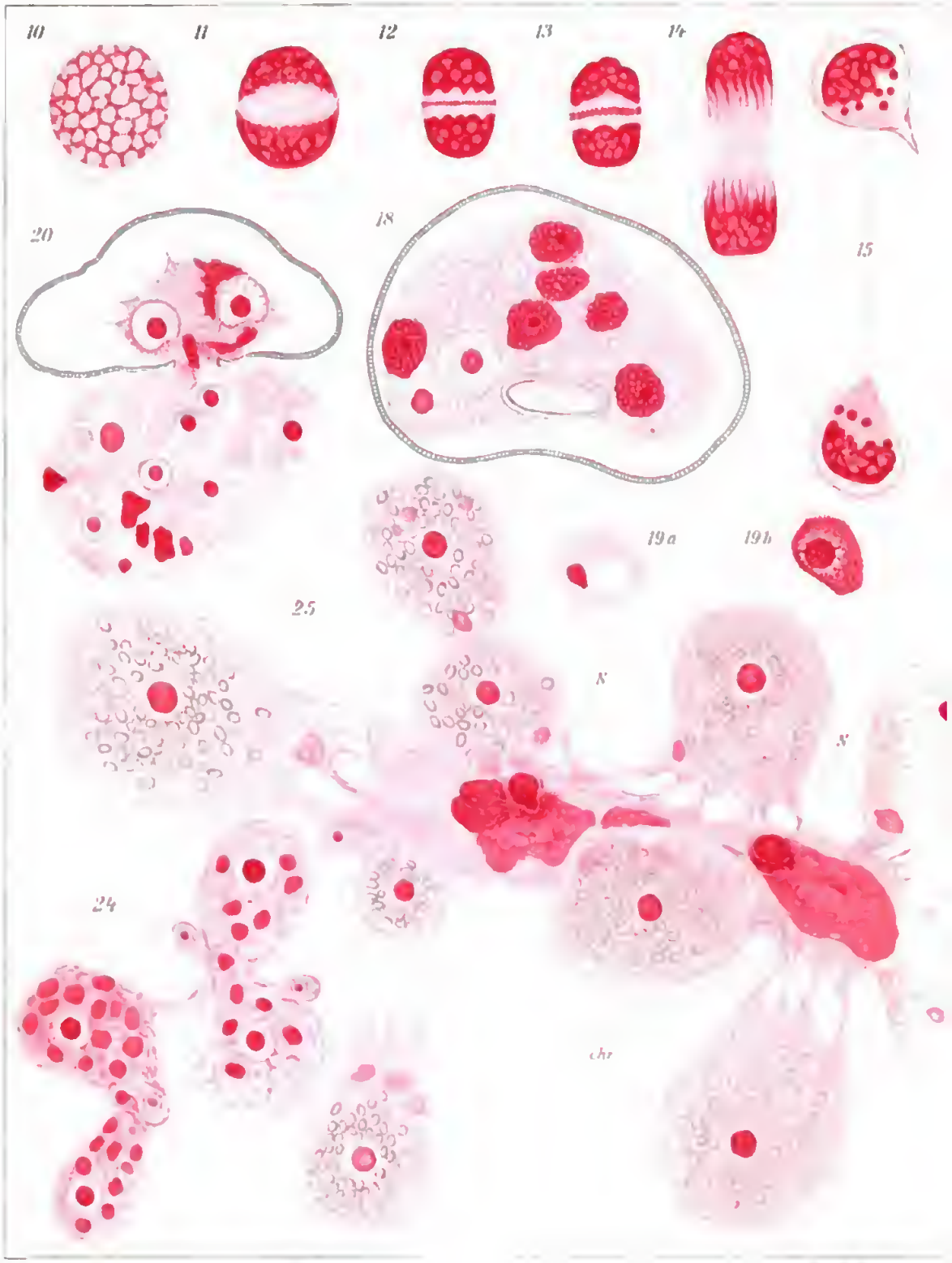
25



Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

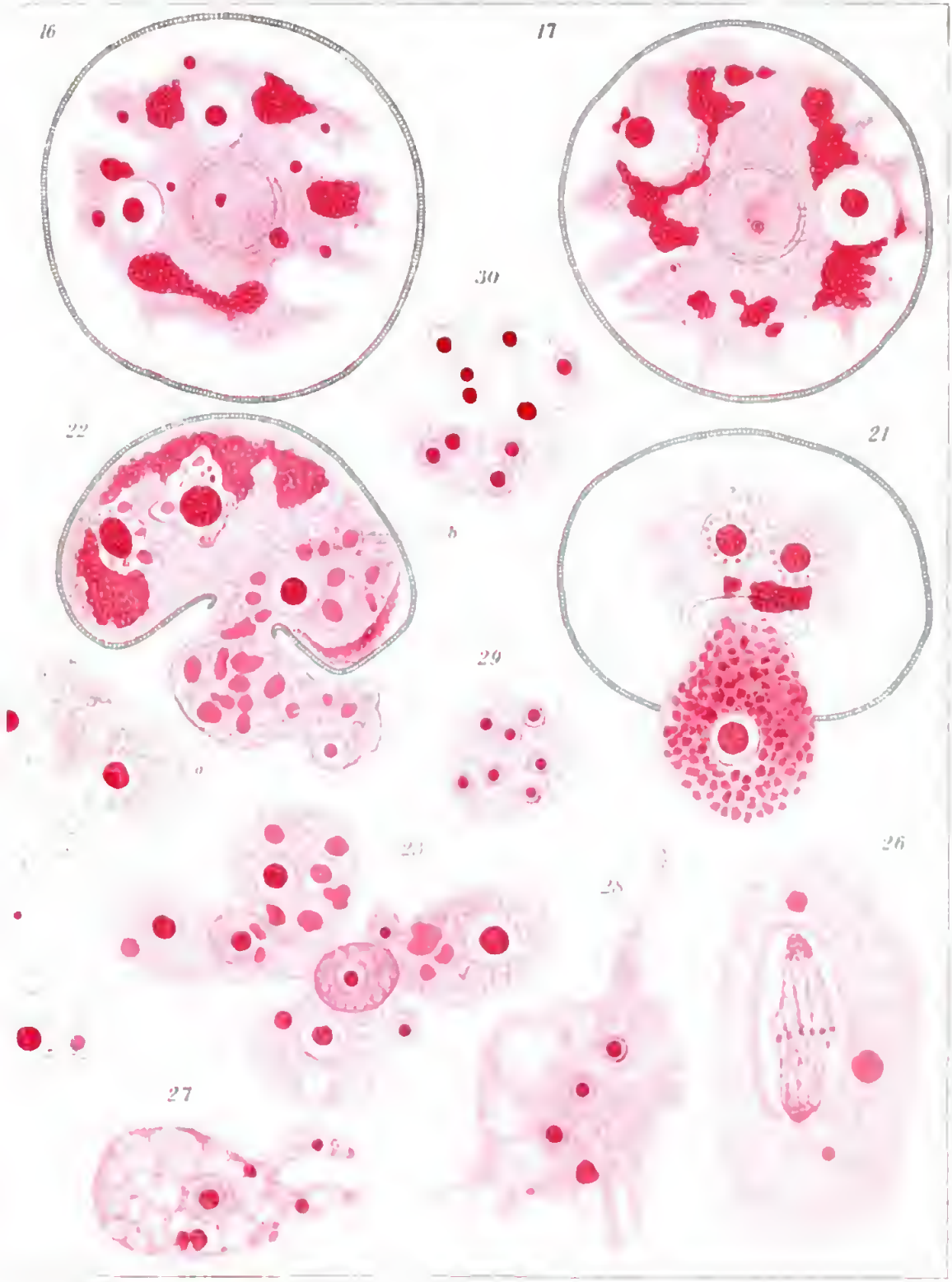
Digitized by Google

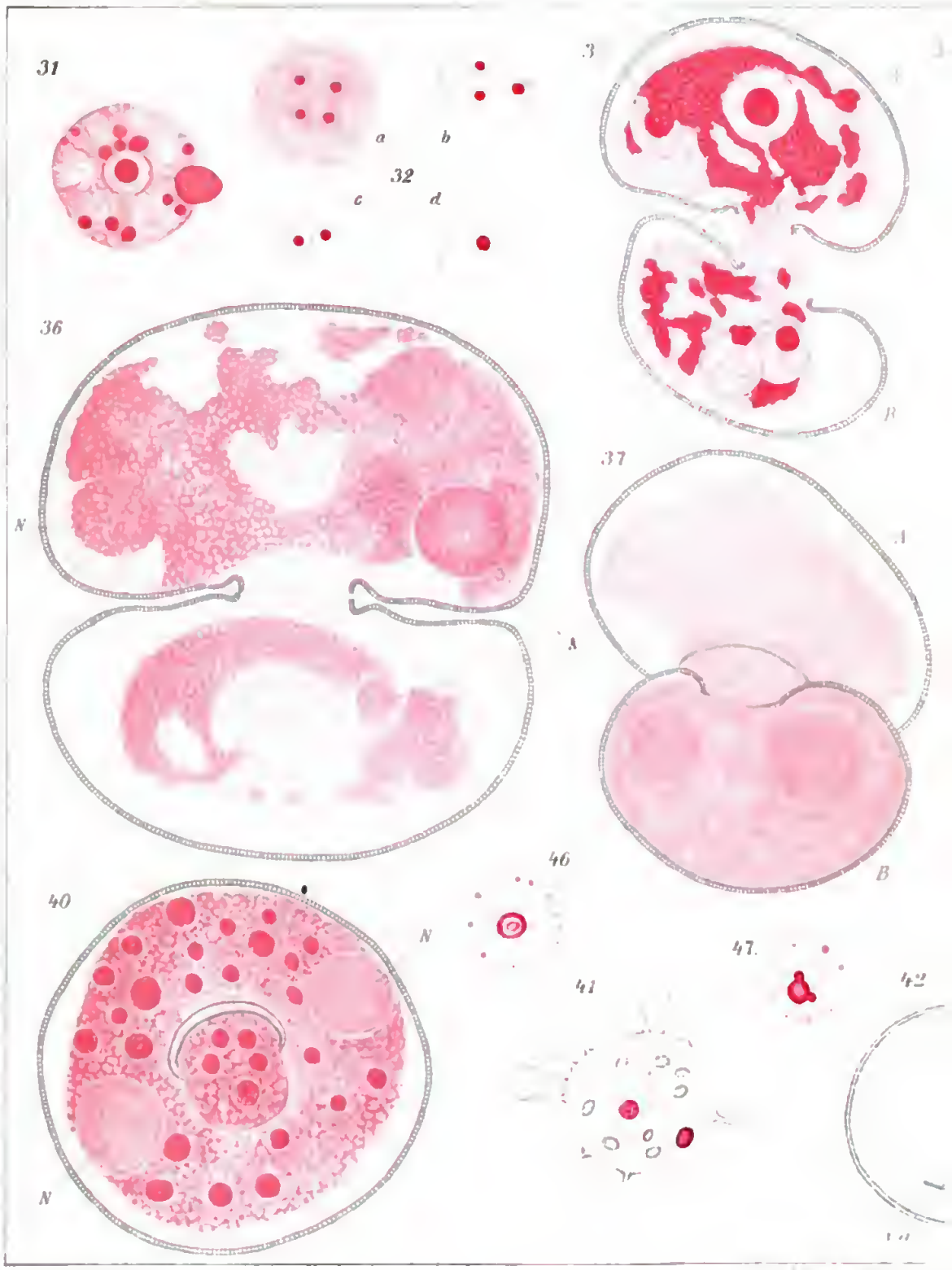


Swarczewsky del.

Druck von Gustav

Digitized by Google


16
17
30
22
21
29
23
28
26
27



Swarczewsky del.

Verlag von Gustav

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 4.

Fig. 17

Fig. 16

Fig. 24

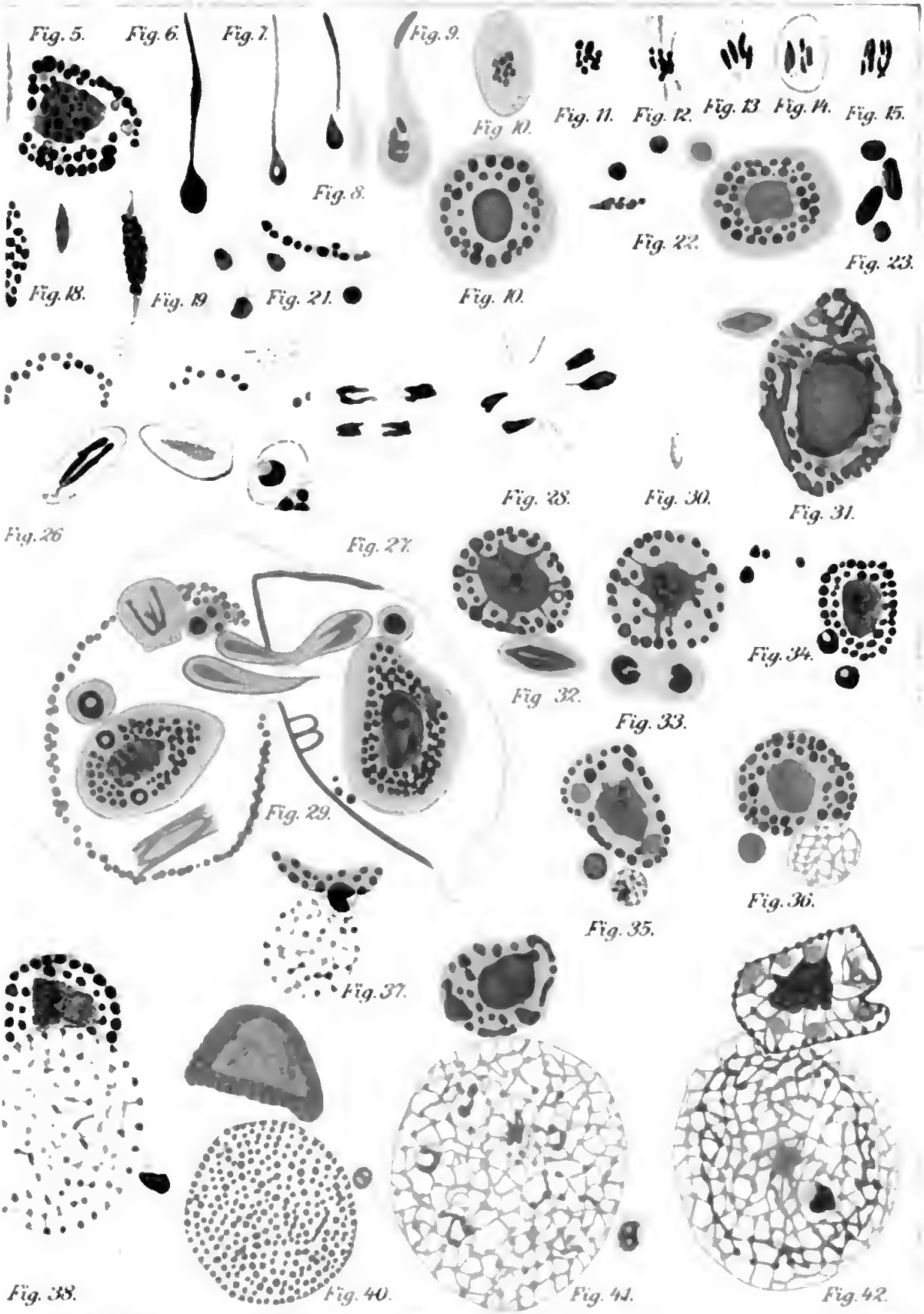
Fig. 25.

Fig. 3.

Fig. 20.

Fig. 39.

Verlag v Gustav



· Fischer, Jena.

Lith. Anst. d. K. Wesser, Jena.

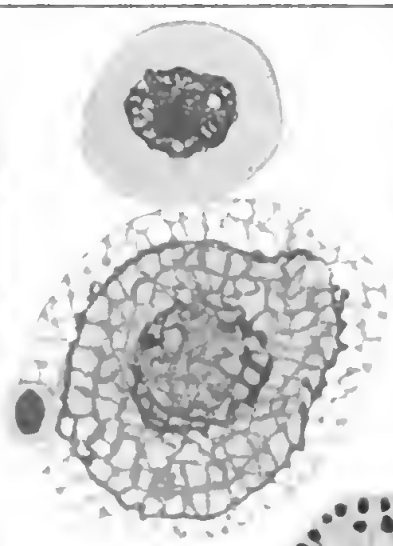


Fig. 43.

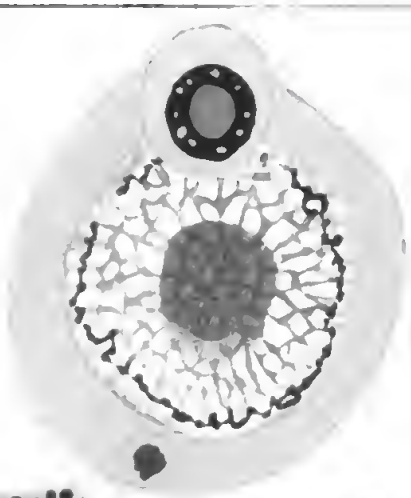


Fig. 44.

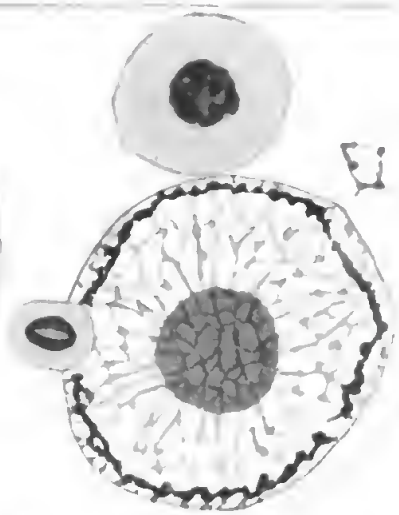


Fig. 45.

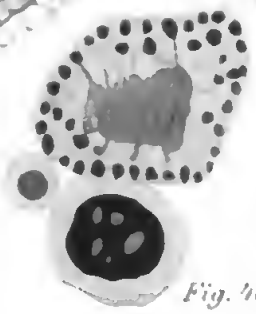


Fig. 48.

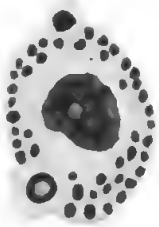


Fig. 49.

Fig. 55.

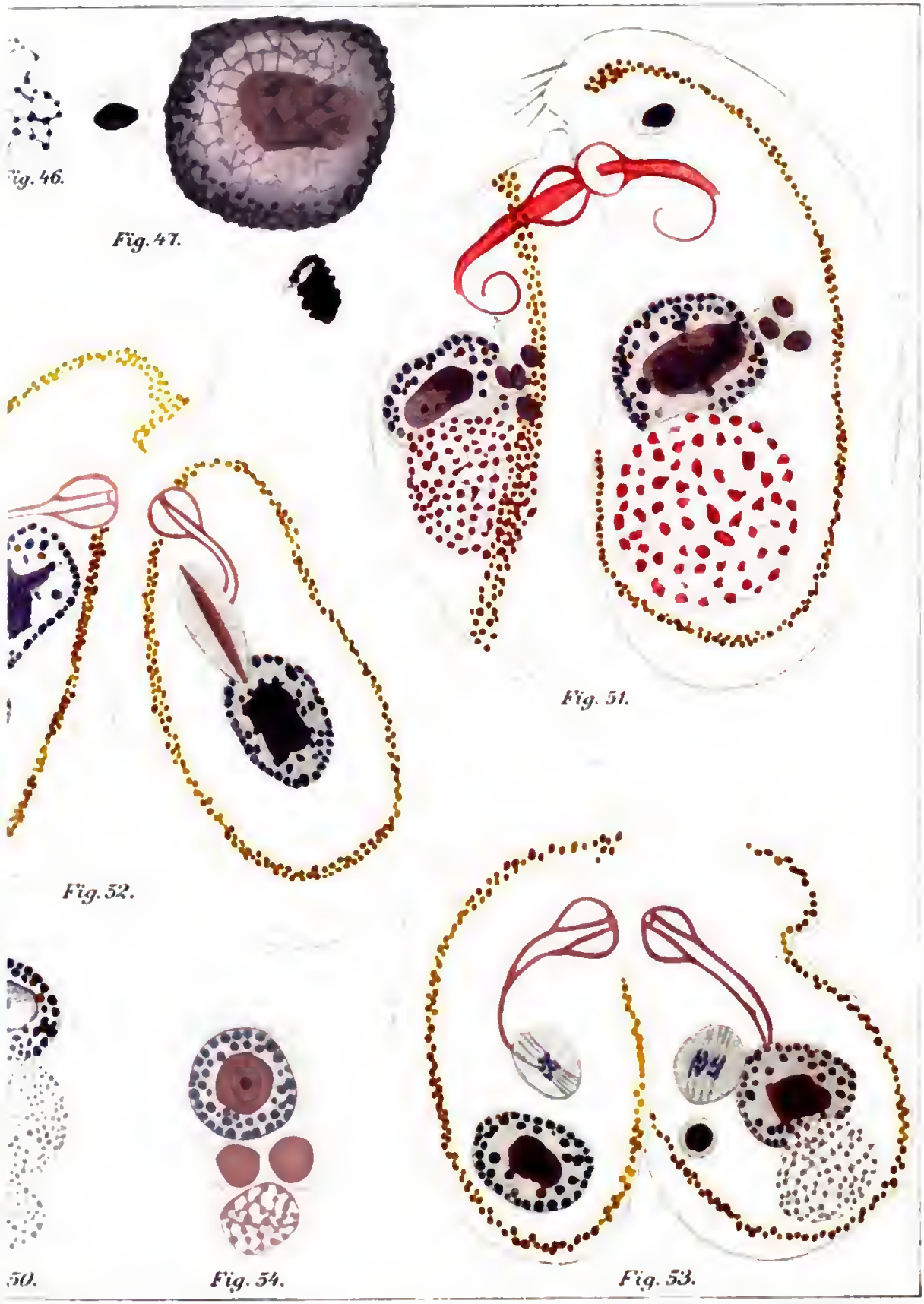
Fig. 56.

Fig.

Enriques ges.

Verlag v Gustav

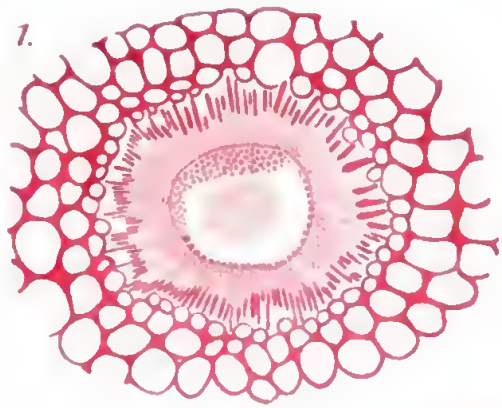
Digitized by Google

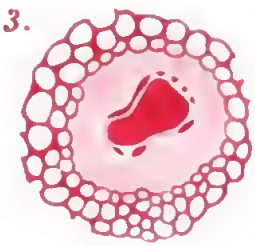


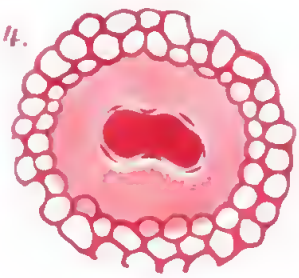
Fischer. Jena

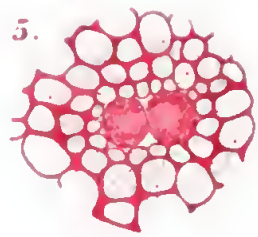
Lith. Anst. v. Wesser Jena

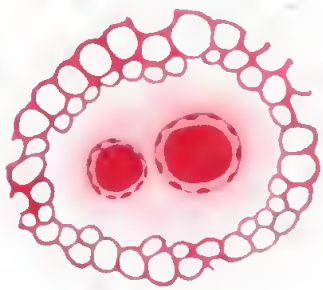
Digitized by Google

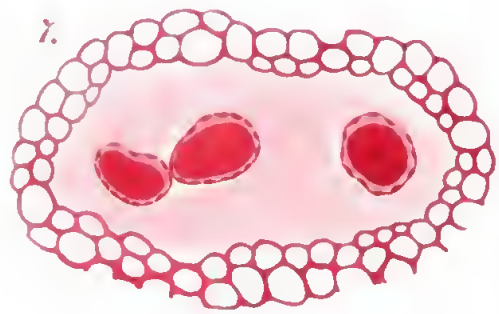


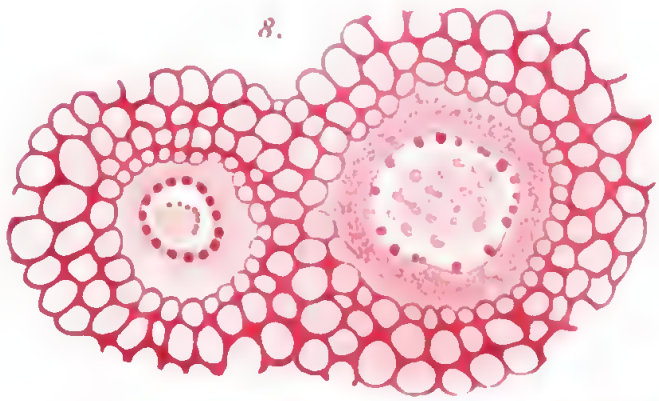




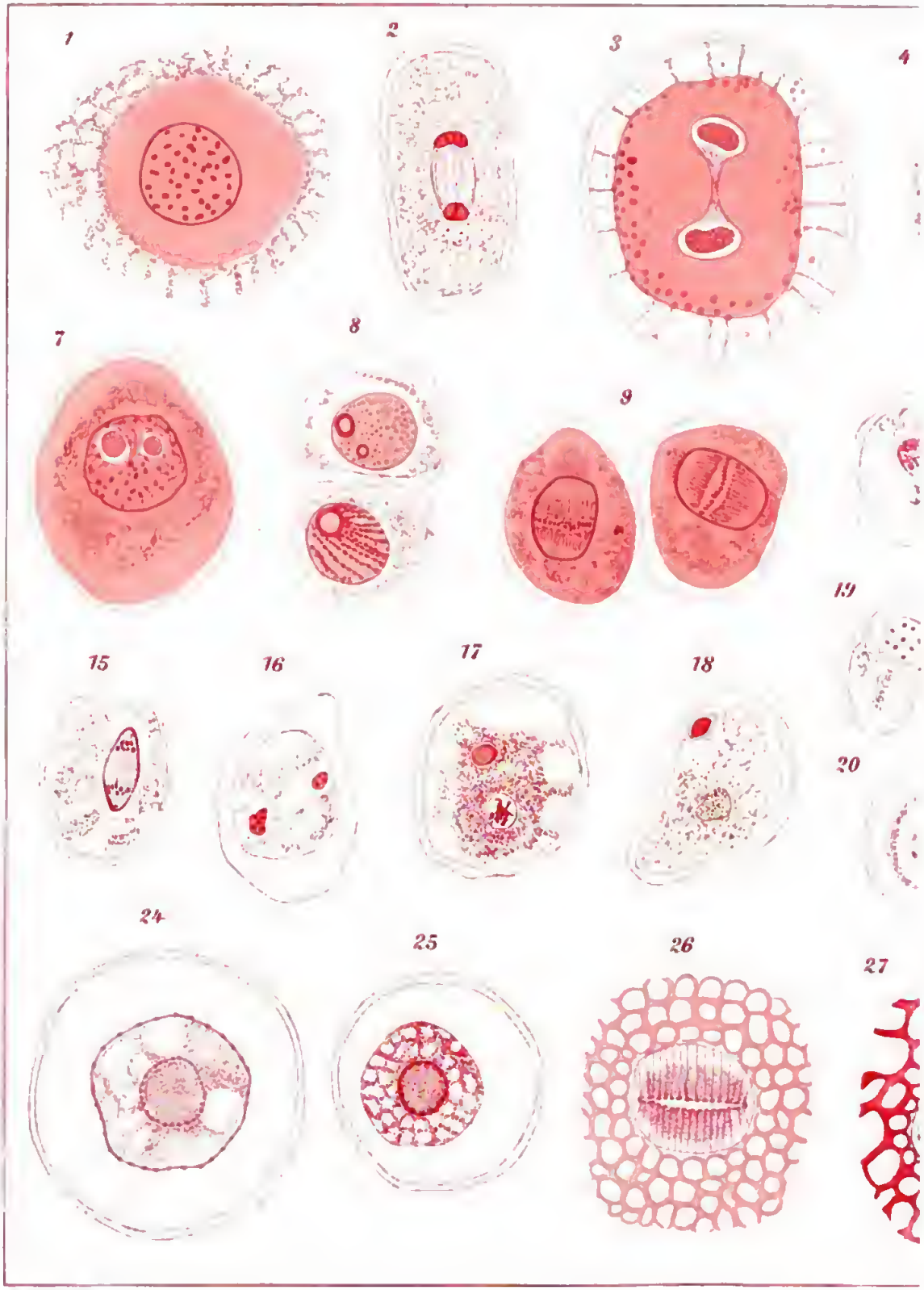






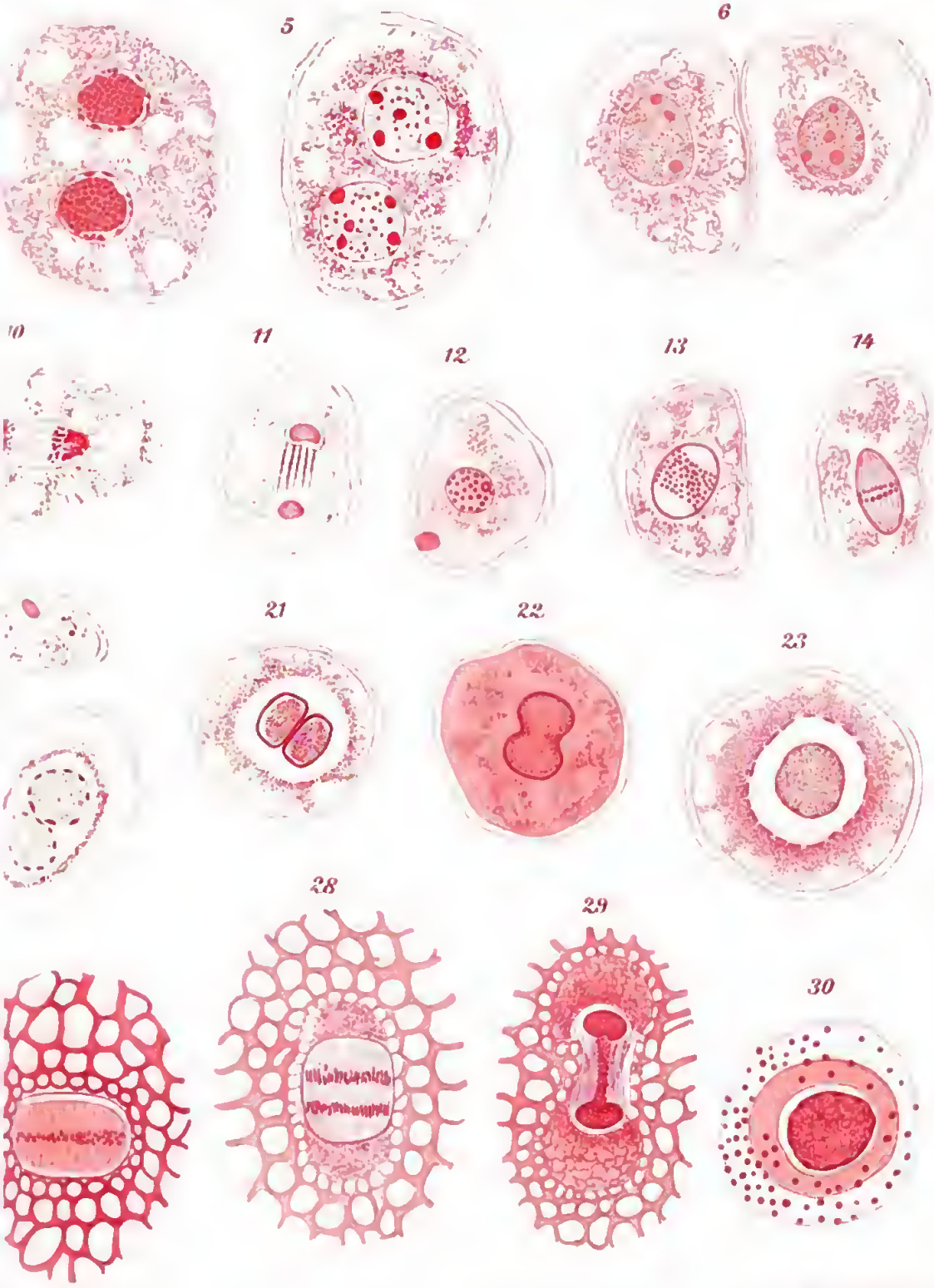


Distaso us Gustav Fischer, Jena

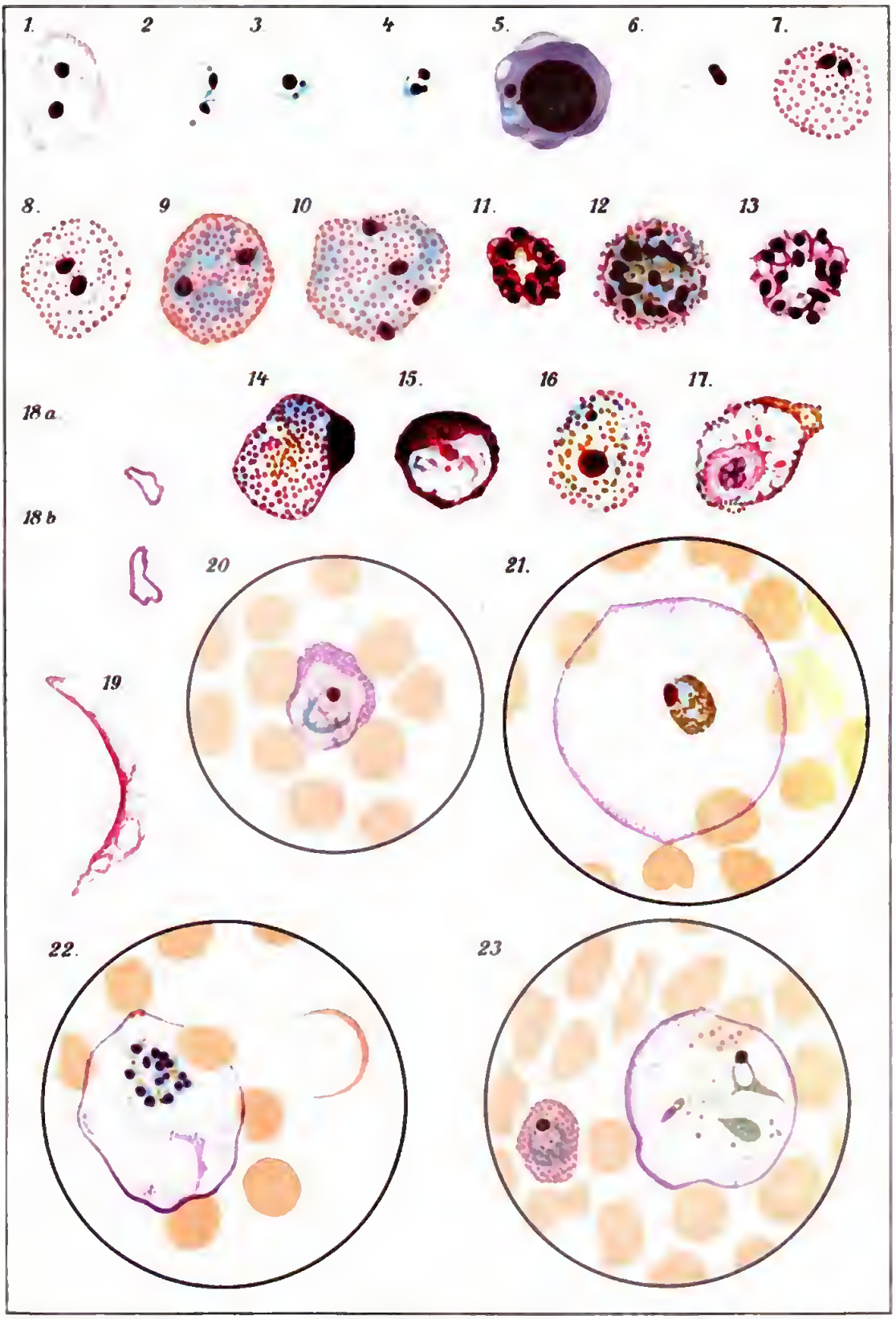


Gusta

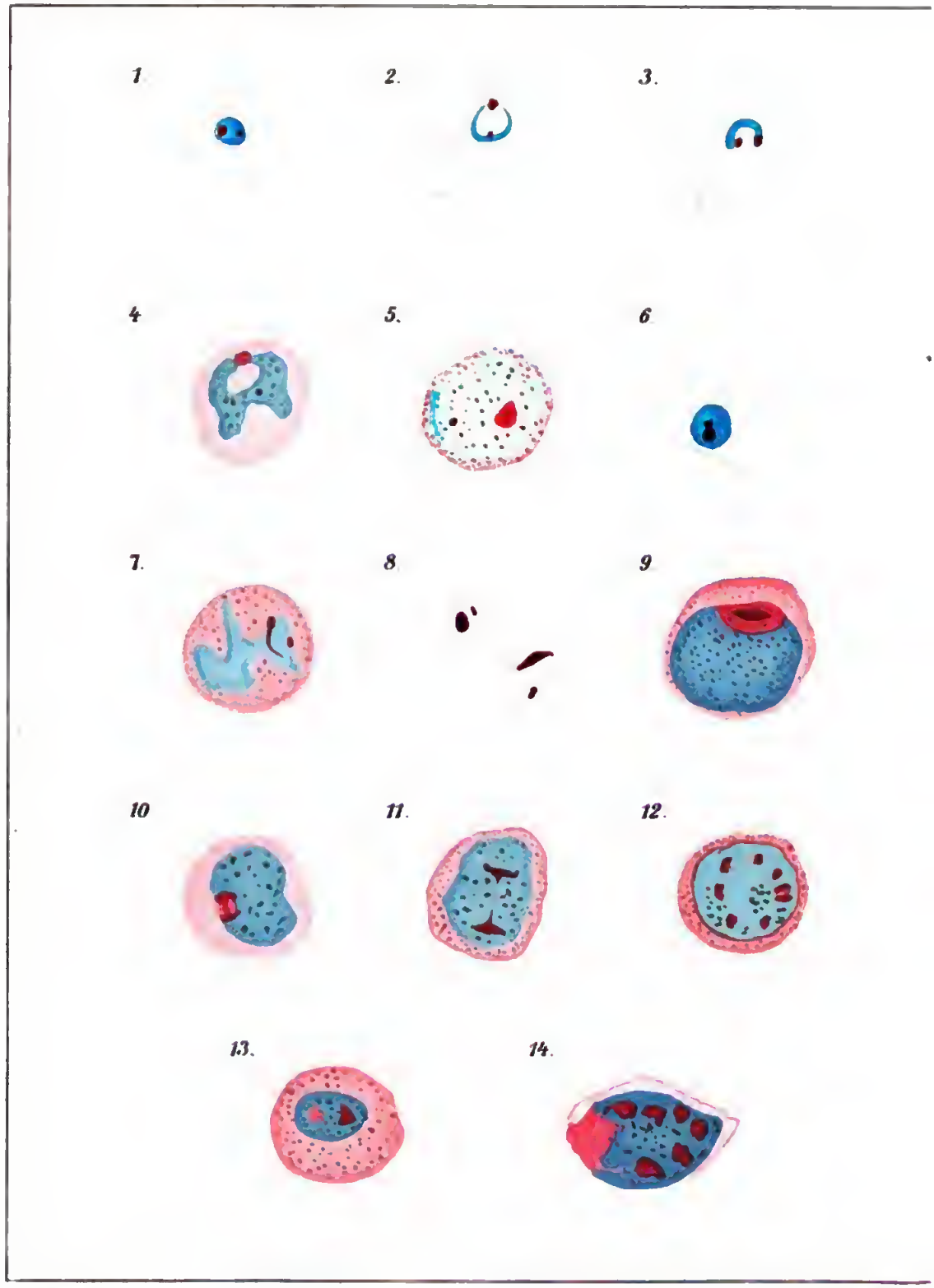
Digitized by Google



Fischer, Jena

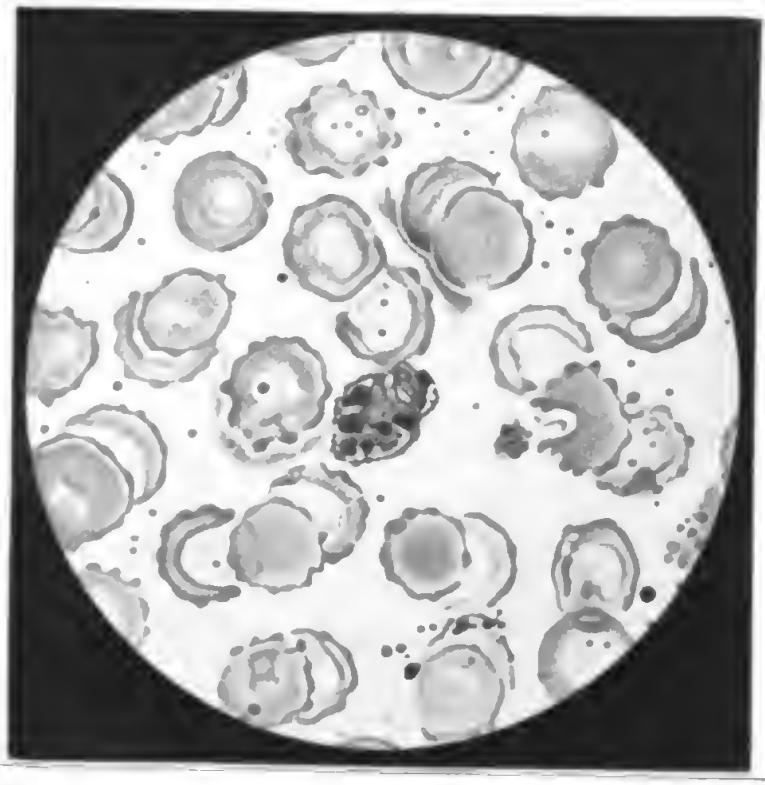


Stender u. Hartmann pinx. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.

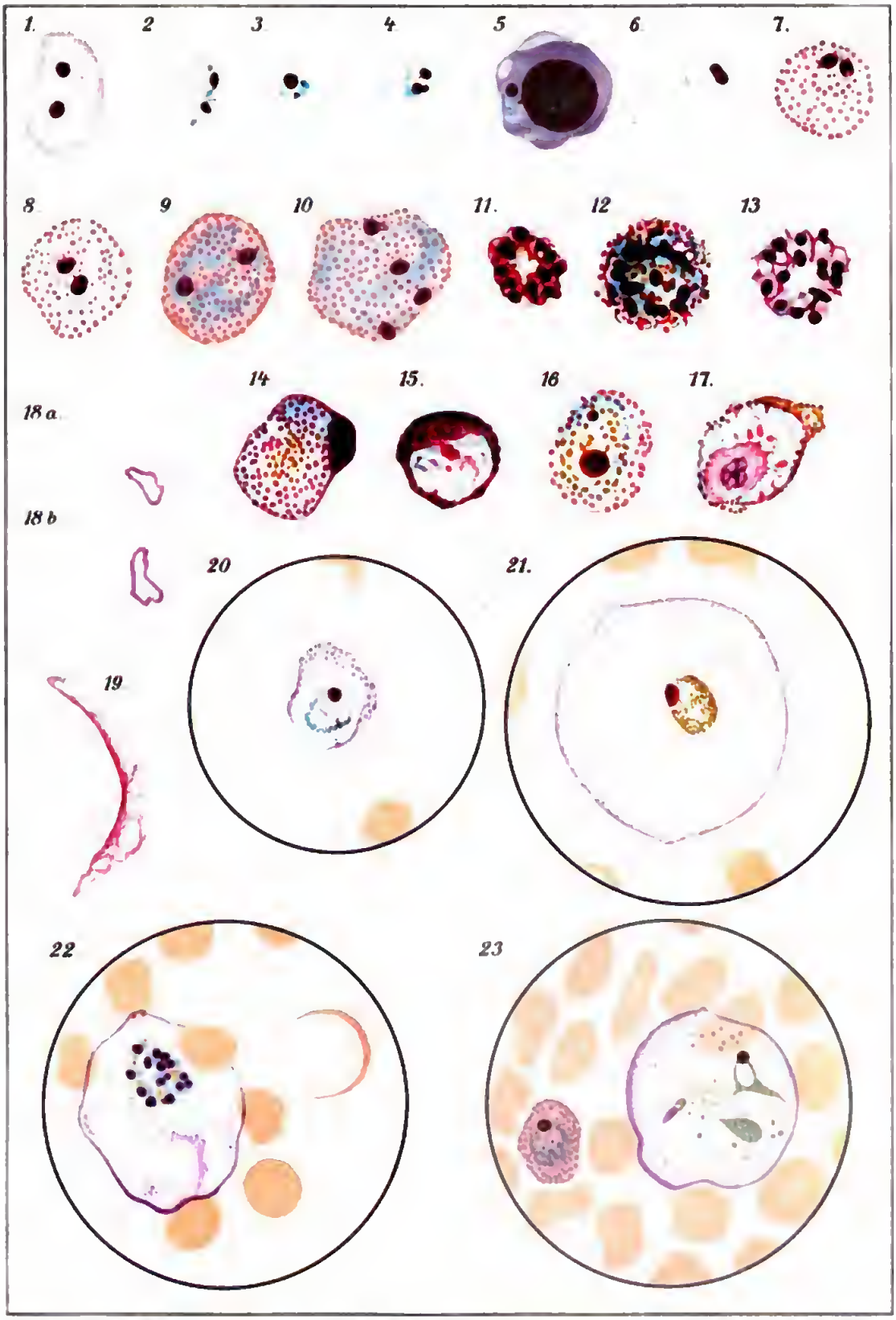
15.

16.

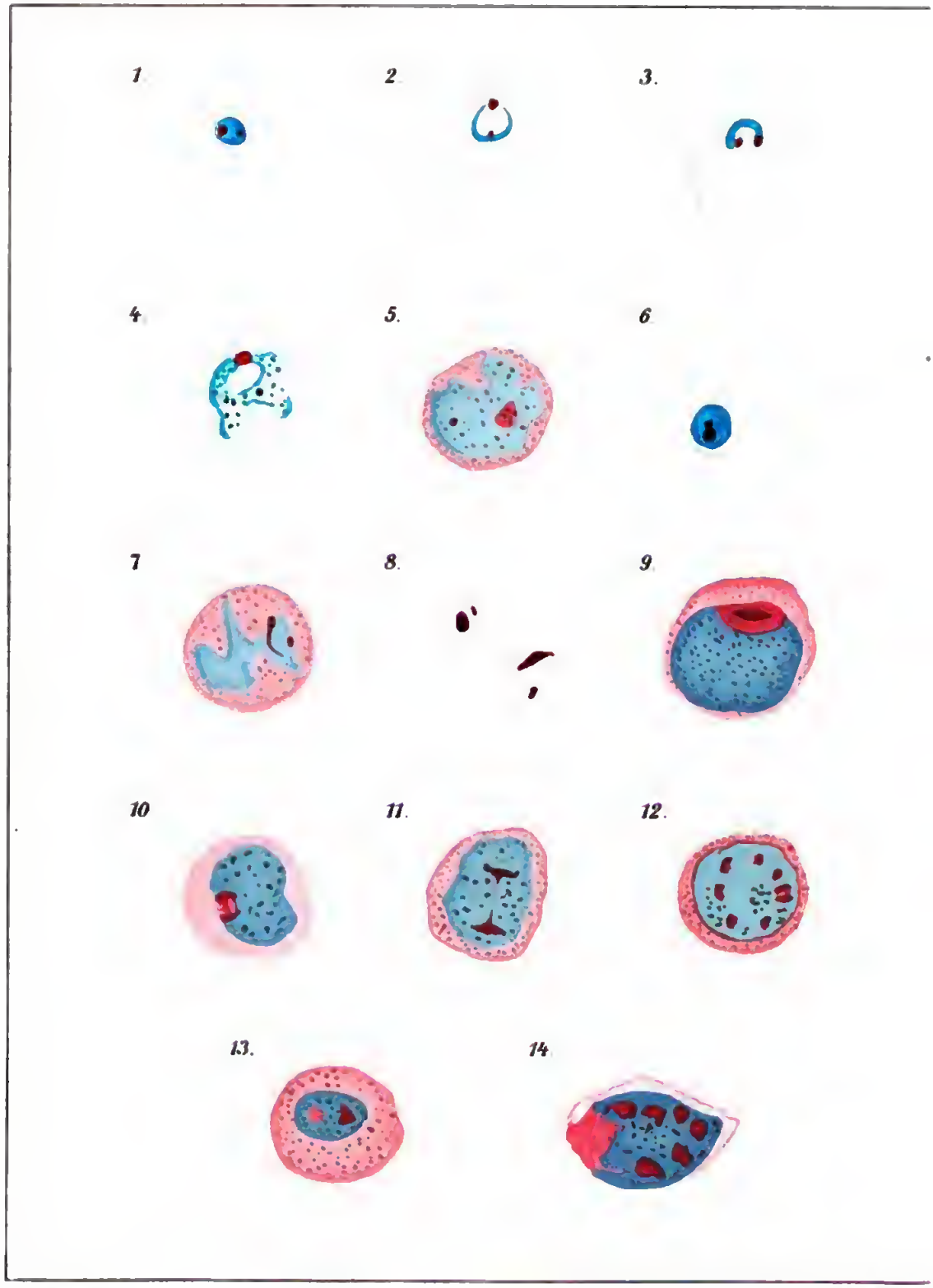


Fischer in Jena.

Lith Anst v Johannes Arndt, Jena.



Stender u Hartmann pinx Verlag von Gustav Fischer in Jena Lith Anst v Johannes Arndt, Jena

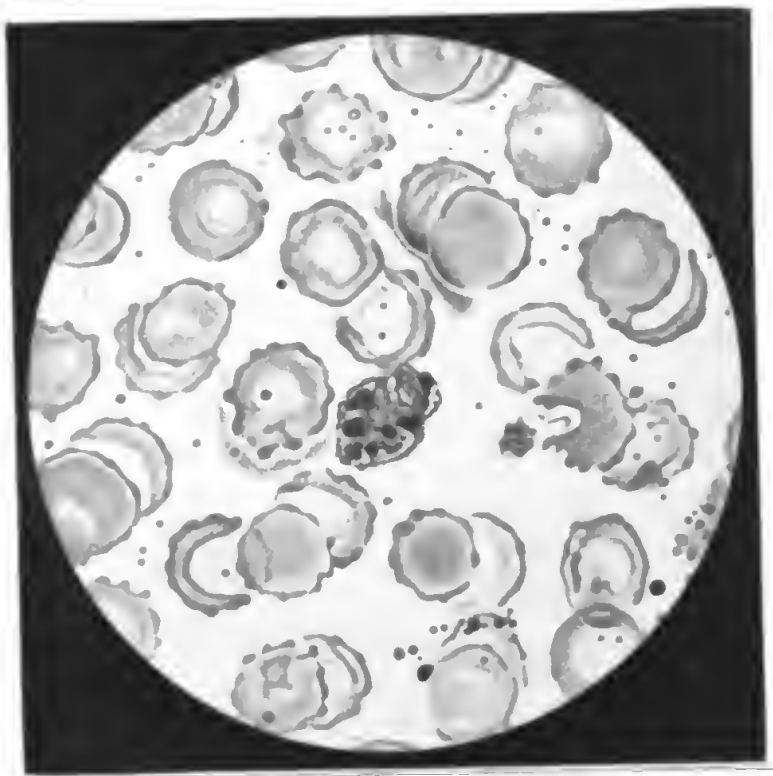


Flu gez

Verlag von Gustav

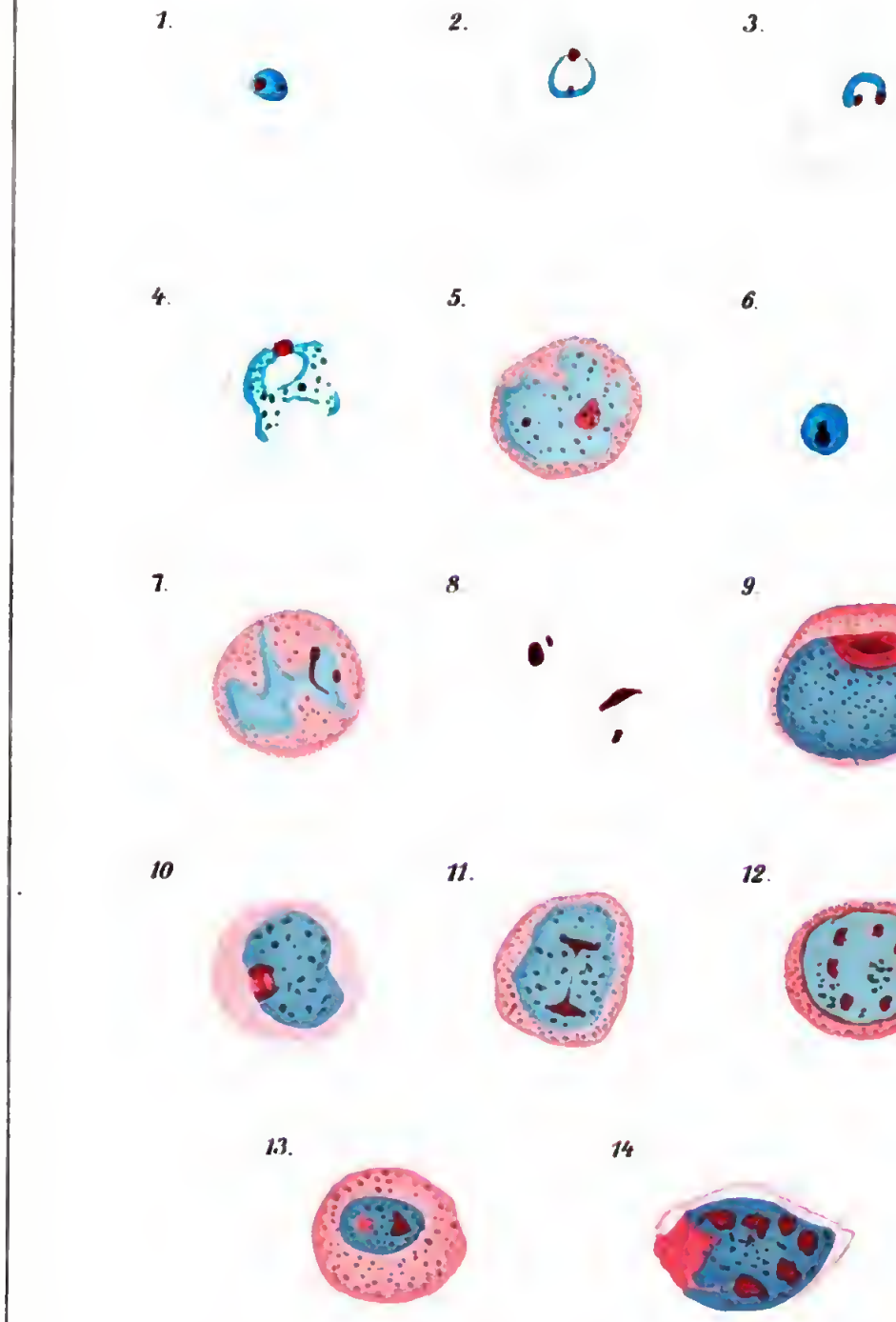
15

16



Fischer in Jena.

Lith Anst v Johannes Arndt, Jena.

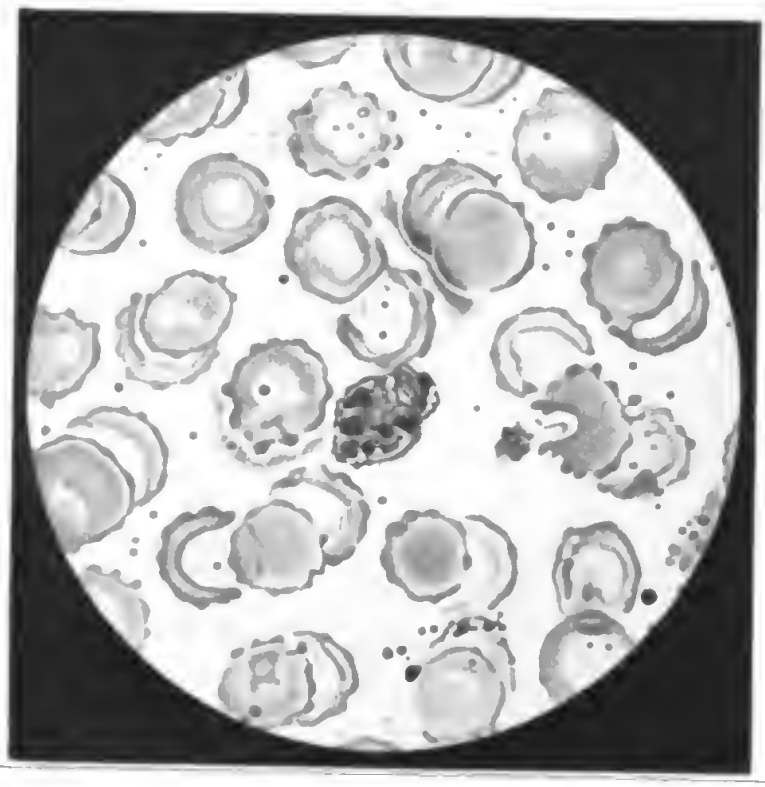


Flu gez

Verlag von Gusta

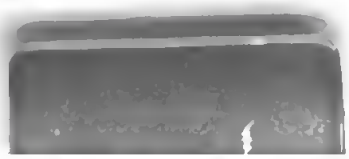
15.

16.

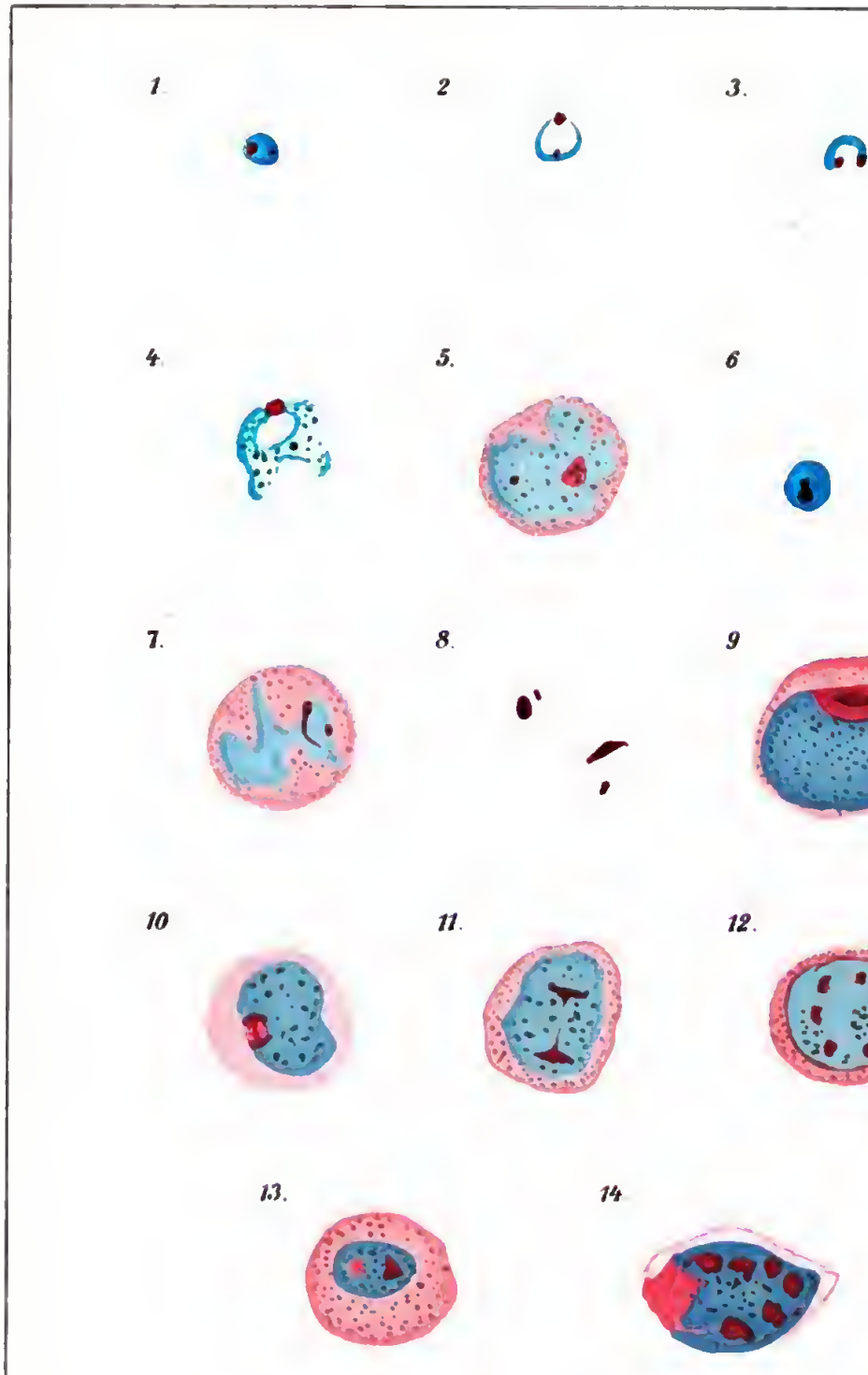


Fischer in Jena

Lith Anst v Johannes Arndt, Jena.



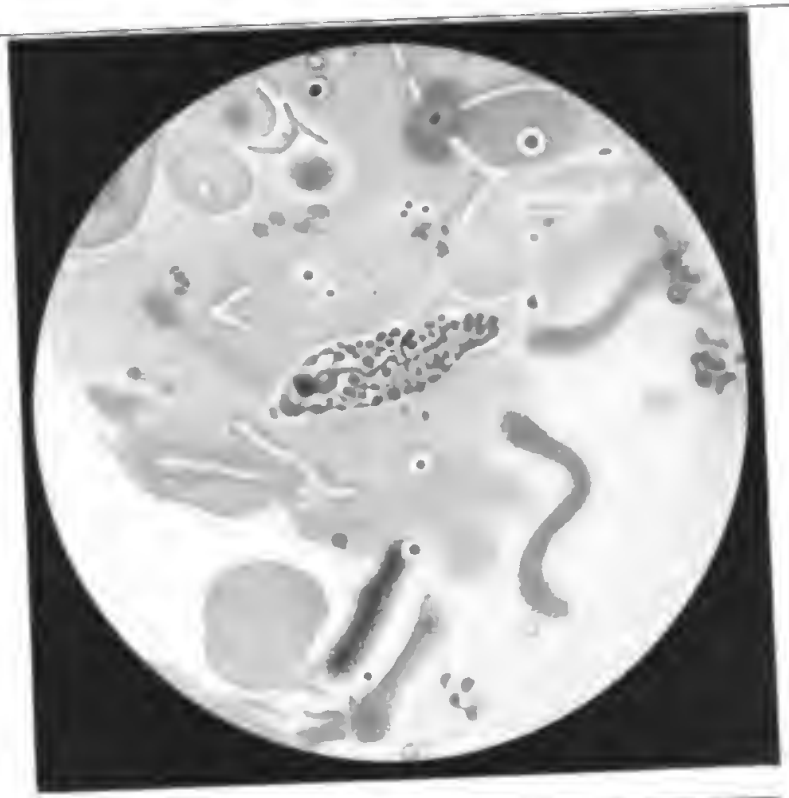
Digitized by Google



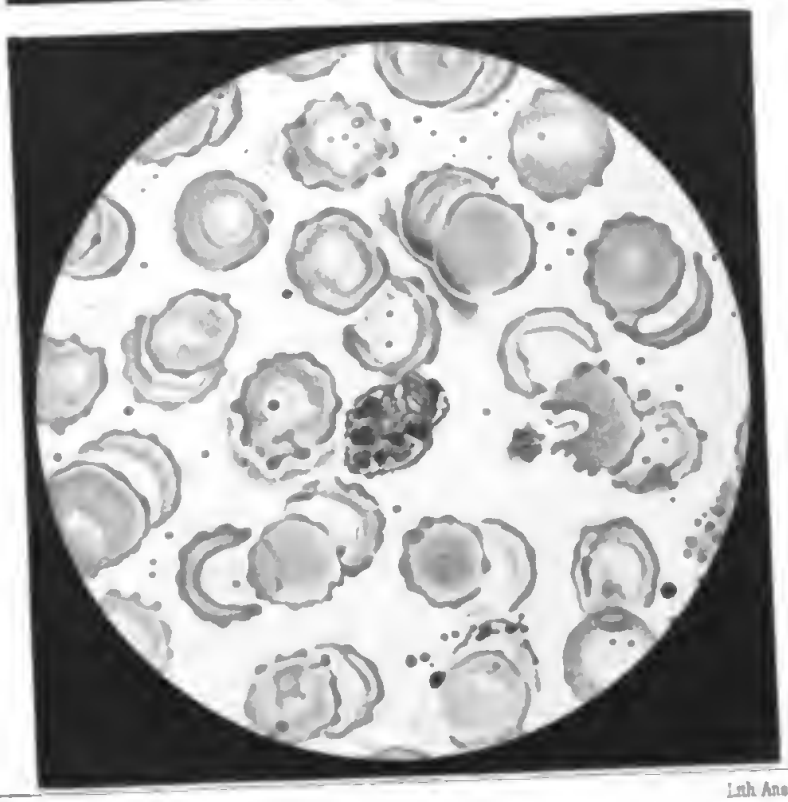
Flu gez

Verlag von Gustav

15

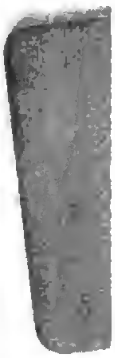


16.



Lith Anst v Johannes Arndt, Jena.

Fischer in Jena



Digitized by Google

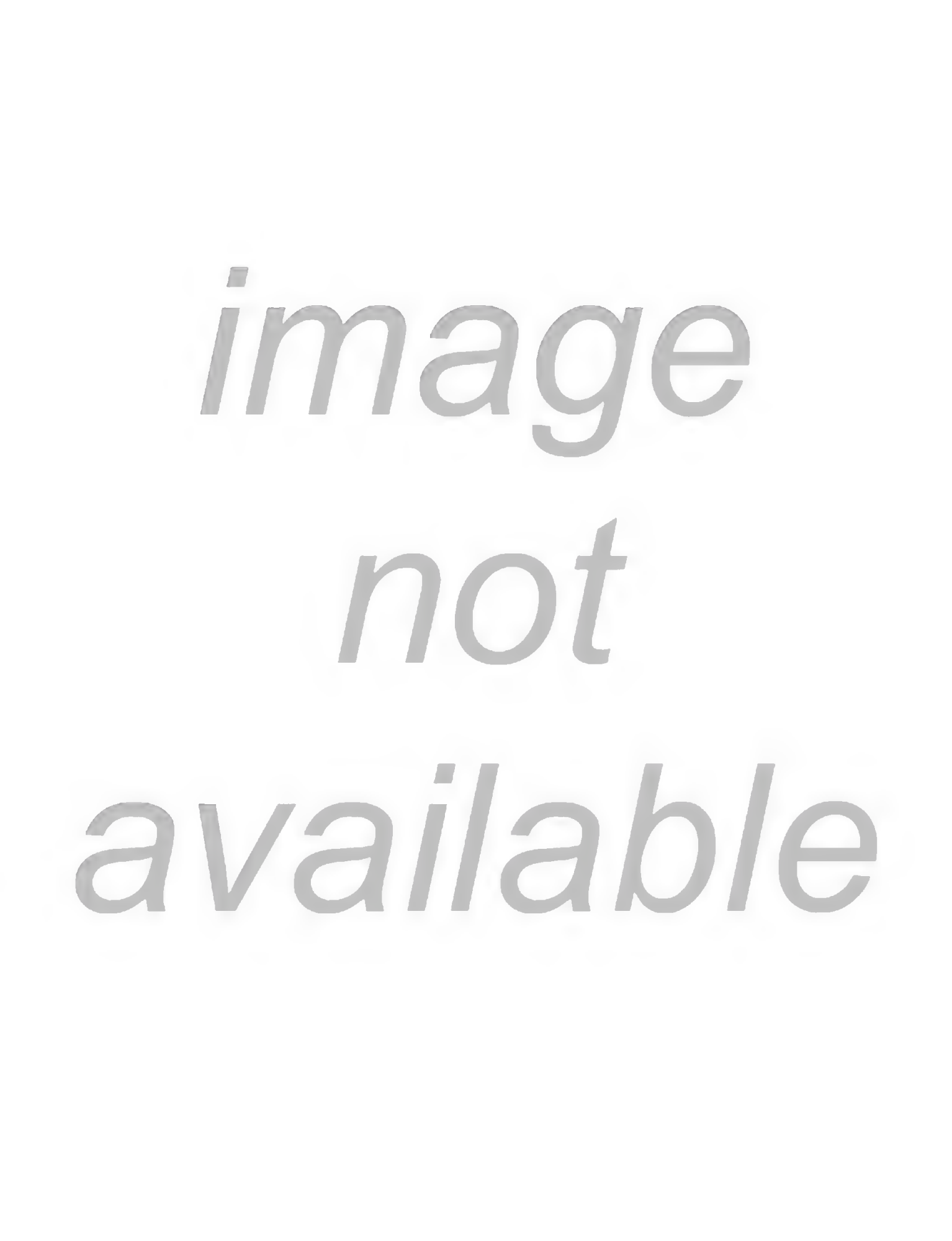


image
not
available